

SÉRIE A, N° 4052
N° D'ORDRE : 4903

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Sylvie DELEURANCE née GLAÇON

Première thèse. — RECHERCHES SUR LES COLÉOPTÈRES TROGLOBIES DE
LA SOUS-FAMILLE DES « BATHYSCHINÆ ».

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **15 OCT 1963** devant la Commission d'examen.

MM. GRASSÉ	<i>Président.</i>
DRACH	} <i>Examineurs.</i>
BERGERARD	
VANDEL	
	<i>(Invité.)</i>

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1963

SÉRIE A, N° 4052
N° D'ORDRE : 4903

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Sylvie DELEURANCE née GLAÇON

Première thèse. — RECHERCHES SUR LES COLÉOPTÈRES TROGLOBIES DE
LA SOUS-FAMILLE DES « BATHYSCHIINÆ ».

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le _____, devant la Commission d'examen.

MM. GRASSÉ	<i>Président.</i>
DRACH	} <i>Examineurs.</i>
BERGERARD	
VANDEL	
	<i>(Invité.)</i>

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120
===== 1963 =====



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. ZAMANSKY.

PROFESSEURS

G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	GUINIER	T Phys. des solides (Orsay).
PRENANT	T Anat. et Histol. comp.	JOST	T Physiologie comparée.
GRASSÉ	T Evol. des êtres organisés.	FORTET	T Calcul des probabilités et physique mathémat.
PRÉVOST	T Chimie organique.	SCHWARTZ	T Calc. diff. et intégr.
WYART	T Minéralogie et cristall.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
TEISSIER	T Zoologie.	MALAVARD	T Aviation (Tech. aéronautique).
MANGENOT	T Biologie végét. (Orsay).	BRELOT	T Calcul différentiel et intégral.
P. AUGER	T Physique quant. et relat.	NORMANT	T Synthèse organ. génér.
MONNIER	T Physiologie générale.	BENARD	T Chimie minérale.
PIVETEAU	T Paléontologie.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
ROCARD	T Physique (E. N. S.).	DUGÉ	T Statistiques mathémat.
H. CARTAN	T Mathématiques (E. N. S.).	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
LAFFITTE	T Chimie générale.	ULRICH	T Physiologie végétale.
FAVARD	T Géométrie supérieure.	MARÉCHAL	T Optique théor. et appl.
COULOMB	T Physique du Globe.	KIRRMANN	T Théories chimiques.
M ^{lle} COUSIN	T Biol. anim. (S. P. C. N.).	CHADEFAUD	T Botanique.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	M ^{lle} LE BRETON	T Physiol. de la nutr.
P. DRACH	T Zoologie.	SALEM	T Mathématiques générales.
KASTLER	T Physique (E. N. S.).	LELONG	T Applic. de l'analyse à la géométrie.
EPHRUSSI	T Génétique.	DEVILLERS	T Anat. et histol. comp.
RIVIÈRE	T Géol. (S.P.C.N.) et sédim.	EHRESMANN	T Topologie algébrique.
GAUTHÉRET	T Biologie végét. (P. C. B.).	FRANÇON	T Physique (S. P. C. N.).
R. LUCAS	T Recherches physiques.	GLANGEAUD	T Géogr. phys. et géol. dyn.
A. THOMAS	T Biologie cellulaire.	GODEMENT	T Mathématiques (M. P. C.).
ARNULF	T Optique appliquée.	PISOT	T Techniques mathémat. de la Physique.
M. MORAND	T Enseig. de physique.	E. ROCH	T Géologie.
SOLEILLET	T Physique (P. C. B.).	SCHATZMANN	T Astrophysique.
FORTIER	T Mécan. expér. des fluides.	TERMIER	T Paléontol. stratigraph.
DANJON	T Astronomie.	ZAMANSKY	T Mathémat. générales.
PETIT	T Biologie maritime.	LENNUIER	T Physique (M. G. P.).
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	RIZET	T Génétique.
GALLIEN	T Embryologie.	ROUTHIER	T Géologie appliquée.
EICHBORN	T Botanique.	M ^{me} TONNELAT	T Physique théorique.
DE CUGNAC	T Biol. végét. (S. P. C. N.).	DIXMIER	T Mathématiques (M. P. C.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T Chimie physique.	SOUCHAY	T Chimie générale.
THELLIER	T Physique du Globe.	AIGRAIN	T Electrotechn. génér.
L'HÉRITIER	T Biologie gén. (Orsay).	BRUSSET	T Chimie systématique.
GRIVET	T Radio-Électricité (Orsay).	M. LÉVY	T Physique théorique des hautes énerg. (Orsay).
PONCIN	T Mécanique générale.	M ^{me} CHAIX	T Chimie biologique.
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.	M ^{me} HUREL-PY	T Biol. végétale (P. C. B.).
QUELET	T Chimie organique.	PIAUX	T Chimie (M. P. C.).
CAGNIARD	T Géophysique appliquée.	BRUN	T Mécan. théor. des fluides.
CHAMPETIER	T Chimie macromolécul.	LEDERER	T Chimie biologique.
CUVILLIER	T Micropaléontologie.	M ^{me} DUBREIL	T Mathém. (Agrégation).
JUNG	T Pétrographie.	M ^{me} LELONG	T Mathématiques II (E. N. S.).
TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.	BELLAIR	T Géologie (S. P. C. N.).
WIEMANN	T Chimie org. et structur.	COTTE	T Physique électricité.
JACQUINOT	T Spectroscopie et physique céleste (Orsay).	J.-E. DUBOIS	T Chimie organique.
VASSY	T Physique de l'atmosph.	LAMOTTE	T Zoologie (E. N. S.).
DESTOUCHES	T Théories physiques.	A. MICHEL	T Chimie minér. (Orsay).
AMIEL	T Chimie générale.	OLMER	T Energétique générale.
HOCART	T Minéralogie et cristall.	ROUAULT	T Electricité (Orsay).
J.-P. MATHIEU	T Physique (Optique).	GAUTHIER	T Mécanique appliquée.
COUTEAUX	T Biologie anim. (P. C. B.).	BARCHEWITZ	T Chimie physique.
MAY	T Zoologie (Orsay).	BROSSEL	T Physique atomique.
CHOQUET	T Théor. des fonctions et topologie.	BUSER	T Physiologie comparée.
FELDMANN	T Biologie végétale marine.		

Professeurs (suite).

CAMUS	T Phys. végét. (B.M.P.V.).
CASTAING	T Physique II. Thermod. (Orsay).
CURIEN	T Minéral. et cristallogr.
MOYSE	T Physiol. végét. (Orsay).
NOIROT	T Evol. des êtres organisés.
PANNETIER	T Chimie générale.
POSSOMPÈS	T Zoologie.
PULLMANN	T Chimie quantique.
TEILLAC	T Physique nucl. et radio-activité.
TONNELAT	T Biol. physico-chimique.
VILLE	T Econométrie.
WILLEMART	T Chimie (P. C. B.).
DODÉ	T Chimie (Orsay).
FREYMAN	T Recherches physiques.
GUINOCHET	T Biologie vég. (S. P. C. N.) (Orsay).
ROLLET	T Chimie minérale.
M ^{lle} JOSIEN	T Chimie (S. P. C. N.).
CHEVALLEY	T Géomètr. algèbr. et théor. des groupes.
ARNOULT	T Electronique (Orsay).
CHAPELLE	T Physique (Orsay).
DELANGE	T Mathématiques (Orsay).
DENY	T Mathém. génér. (Orsay).
GERMAIN	T Mécan. théor. des fluides.
G. LUCAS	T Géologie.
ALLARD	T Chimie physique.
BERTHELOT	T Phys. des partic. Fond.
BRICARD	T Météorol. et physique de l'atmosphère.
M ^{me} ALBE-FESSARD	T Psychophysologie.
FRIEDEL	T Physique des solides (Orsay).
M. JULIA	T Etudes des moléculaires naturelles complexes.
LENDER	T Biol. animale (S. P. C. N.) (Orsay).
MAGAT	T Physico-chim. des radio-éléments.
M ^{lle} QUINTIN	T Electrochimie.
MONOD	T Chimie du métabolisme.
BENOIT	T Physiol. anim. (Orsay).
DE POSSÈL	T Analyse numérique.
CHARLOT	T Chimie analytique.
LÉMÉE	T Physiol. vég. (B.M.P.V.) (Orsay).
GUÉRIN	T Chimie (M. P. C.) (Orsay).
M. CHATELET	T Chimie (P. C. B.).
JEAN	T Phys. nucl. (Orsay).
MATTLER	T Physique (S. P. C. N.).
BERGERARD	T Zoologie (Orsay).
BERTIN	T Electronique (Orsay).
BOUSSIÈRES	T Chimie des radio-éléments. (Orsay).
M ^{me} COUTURE	T Thermodynamique et méc. physique.
ELLENBERGER	T Géol. des grandes régions du globe.
FRANC	T Biol. animale (P. C. B.).
SCHNELL	T Botan. tropicale (Orsay).
STOLKOWSKI	T Physiologie végétale.
ACHER	T Chimie biol. (Orsay).
BAUDOUIN	T Biol. anim. (P. C. B.).
BEAUMONT	T Biol. anim. (S. P. C. N.).
BLAMONT	T Géophys., Ionosphère.
BOURREAU	T Botanique.

D. CURIE	Physique (M. G. P.).
DURAND-DELGA	Géologie.
FRÉON	T Chimie organ. (Orsay).
HELLER	T Physiologie végétale.
TORTRAT	T Calcul des probabilités.
CAILLEUX	T Géologie (S. P. C. N.).
MAGNAN	T Physique (S. P. C. N.).
DAUDEL	T Mécan. ondul. appl. à la chimie théor. et à la phys. nucl.
M ^{lle} FOURCROY	T Biol. végét. (S. P. C. N.).
M ^{me} CHOQUET-BRUHAT	T Méc. analytique et Méc. céleste.
M ^{lle} VEIL	T Physiologie générale.
LWOFF	T Microbiologie.
SIESTRUNK	T Mécan. phys. et expér.
LACOMBE	T Métal. des métaux Nucl.
BROCHARD	T Physique P.C.B. (Orsay).
CABANNES	T Mécanique générale.
LESIEUR	T Mathématiques I (Orsay).
MAZET	T Mécan. génér. (Orsay).
CAIRE	T Géographie physique et Géol. dynamique.
COMOLET	T Mécanique des fluides.
CORABOEUF	T Physiol. anim. (Orsay).
DELLOUE	T Physique de l'exosphère.
GORENFLOT	T Botanique II (Orsay).
HOUILON	T Biol. anim. (P. C. B.).
JULLIEN J.	T Chimie (P. C. B.) (Orsay).
MALGRANGE	T Tech. math. de la phys. (Orsay).
OLIVIER	T Anthropologie.
NOZERAN	T Botanique II (Orsay).
BLANC-LAPIERRE	T Phys. (E. N. S.) (Orsay).
CHEVAUGEON	T Botanique (Orsay).
KAHANE	T Mathématiques (Orsay).
SAMUEL	T Mathém. (E.N.S. féminin.).
KOURGANOFF	T Astronomie (Orsay).
THIRY	T Mécanique céleste.
ABELES	T Physique (S. P. S. C. N.).
AMAT	T Physique (P. C. B.).
AUBOIN	T Géologie.
M ^{me} BENOIT-GUEUTAL	T Phys. nucl. et radio-act.
BOUGIS	T Biologie marine (Villefranche-sur-mer).
BRUHAT	T Mathématiques (M. P. C.).
BRUNN	T Géol. histor. (Orsay).
CHABBAL	T Phys. (M. G. P.) (Orsay).
DEHEUVELS	T Mathémat. Propé (Orsay).
D'ESPAGNAT	T Physique théor. (Orsay).
FURON	T Géologie (S. P. C. N.).
M ^{me} GANS	T Génétique.
GENÈVES	T Biologie végét. (P. C. B.).
GUILBERT	T Phys. (C. U. S. Orléans).
HUPE	T Pétrographie.
HOLLANDE	T Biologie générale.
LIONS	T Analyse numérique.
MAITTE	T Chimie (P. C. B.).
MEYER	T Physique propédeutique.
NICOLAS	T Géologie appliquée.
PANIGEL	T Biologie générale.
RAVIER	T Pétrographie.
ROSEAU	T Mécan. théor. des fluides.
ROUBINE	T Electronique.
SILBER	T Chimie P. C. B.
UEBERSFELD	T Electronique.
YVON	T Théories physiques.

Secrétaire général R. POUILLAIN.

RECHERCHES SUR LES COLÉOPTÈRES TROGLOBIES DE LA SOUS-FAMILLE DES *BATHYSCIINÆ*

Par Sylvie DELEURANCE-GLAÇON

SOMMAIRE

<i>Avant-propos</i>	3
<i>Historique et Introduction</i>	4
<i>Chapitre Premier. — Matériel et méthodes</i>	7
A. — MATÉRIEL : POSITION SYSTÉMATIQUE	7
B. — MÉTHODES	8
a) Récolte et transport ; b) Elevages ; c) Morphologie ; d) Histologie.	
<i>Chapitre II. — Ethologie et écologie</i>	11
A. — POPULATION	11
a) Distribution des sexes ; b) Age.	
B. — ACTIVITÉ GÉNÉRALE	16
C. — INDUSTRIE	18
a) Imagos ; b) Larves.	
D. — NOURRITURE	19
a) Imagos ; b) Larves.	
E. — BIOTOPES	21
F. — TEMPÉRATURE	22
a) Activité ; b) Développement ; c) Longévité ; d) Action sur les générations.	
G. — HYGROMÉTRIE	27
H. — LUMIÈRE	28
I. — SÉGRÉGATION DES ESPÈCES. ESSAIS DE CROISEMENT	28
<i>Chapitre III. — Reproduction</i>	29
A. — DÉTERMINISME DE LA PONTE	29
B. — ACTION DU MÂLE	32
a) Copulation ; b) Fécondité.	

C. — CARACTÈRES DE LA PONTE	32
a) Maturité sexuelle b) Fécondité; c) Rythme.	
D. — DONNÉES ANNEXES	35
a) Entrée en activité reproductrice des femelles récoltées dans la nature ;	
b) Pourcentage des femelles pondueuses ; c) Nutrition et fécondité.	
Chapitre IV. — Développement embryonnaire et post-embryonnaire. Cycles évolutifs des larves	57
A. — OBSERVATIONS	37
B. — ANALYSE	41
a) Embryon ; b) Larve ; c) Nympe ; d) Durée totale du développement.	
C. — CYCLES ÉVOLUTIFS	44
a) Cycle classique ; b) Cycle intermédiaire ; c) Cycle contracté ;	
d) Conclusions.	
Chapitre V. — Morphologie et systématique	46
A. — LARVES	46
a) Morphologie : I. Groupe des Euryscapes ; II. Groupe des Théléomorphes ; III. Groupe des Brachyscapes ; b) Systématique : I. Historique ; II. Discussion ; III. Clés de détermination.	
B. — NYMPHES	120
a) Morphologie ; b) Systématique : I. Genres de type bathyscioïde ; II. Genres de type pholeuonoïde ; III. Tableau chétotaxie et clés de détermination.	
Chapitre VI. — Anatomie et histologie	143
A. — APPAREIL GÉNITAL FEMELLE	143
a) Anatomie du tractus génital ; b) Anatomie microscopique de l'ovaire chez les espèces à œufs volumineux ; c) Anatomie microscopique de l'ovaire chez les espèces à petits œufs ; d) Conclusion ; e) Remarque.	
B. — APPAREIL DIGESTIF ET RÉSERVES	157
a) Larve ; I. Espèces à développement classique ; II. Espèces à développement contracté ; b) Imago.	
Chapitre VII. — Conclusions. Caractères généraux des Bathysciinæ troglobies	162
A. — BIOLOGIE	162
a) Longévité des imagos ; b) Activité ; c) Industrie ; d) Nourriture ; e) Écologie ; f) Hybridation ; g) Reproduction ; h) Développement.	
B. — MORPHOLOGIE	165
a) Larves ; b) Nymphes.	
C. — ANATOMIE	166
a) Appareil génital femelle ; b) Appareil digestif et réserves.	
Bibliographie	168

AVANT-PROPOS

En 1950, M. le Professeur P.-P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, m'a fait l'honneur de m'accueillir en son Laboratoire pour y travailler le problème des Coléoptères troglobies. Bien qu'il ne fût pas un spécialiste de cette question, il saisit immédiatement tout l'intérêt de ces recherches, qui s'inscrivent dans la diversité des sujets abordés au Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés. Je suis profondément consciente de la dette contractée pour la formation qu'il m'a permis d'acquérir, tant sur le plan technique que sur celui, plus vaste, de l'épanouissement personnel.

M. le Professeur A. VANDEL, Membre de l'Institut, n'a pas ménagé sa part personnelle pour faciliter mes débuts, à l'époque où le Laboratoire Souterrain de Moulis était encore embryonnaire. Il n'a cessé ensuite de veiller à ce que je dispose de tout le matériel animal nécessaire et m'a fait profiter largement de tous les avantages possibles, me prodiguant confiance et soutien sans défaillance. Qu'il soit assuré de ma vive reconnaissance.

J'ai trouvé auprès de M. le Professeur L. FAGE, Membre de l'Institut, une extrême bienveillance; je le prie de recevoir ici tous mes remerciements.

L'accueil direct et sincère de M. le Professeur R. JEANNEL, Directeur Honoraire du Muséum National d'Histoire Naturelle, a facilité mon initiation au Domaine Souterrain. Grâce à la Bourse du Muséum qu'il m'a obtenue, j'ai pu commencer mes recherches que la riche information de sa très grande expérience a beaucoup aidées. Je le remercie de tout cœur.

Je garde de M. le Professeur P. REMY un souvenir inaltérable. Par son enthousiasme, sa générosité et la valeur de son enseignement, il m'a orienté vers la Recherche et n'a jamais cessé depuis de me suivre et de m'encourager. Je lui voue la plus profonde gratitude.

Je remercie également M. B. CONDÉ, Maître de Conférences, pour son enseignement efficace aux côtés du Professeur P. REMY.

Que mon amicale reconnaissance témoigne de la gentillesse et de la compétence de M. M. GABE, Directeur de Recherche au Centre National de la Recherche Scientifique.

Je tiens à remercier MM. F. CARRÈRE et M. BOUILLON, Aide-biolo-

gistes, qui ont pourvu avec constance et dévouement à la récolte du matériel vivant;

P. BONADONA et J. GERVET qui ont bien voulu recueillir des troglobies peu accessibles;

M^{lles} S. SEMENOFF TIAN CHANSKY et M. DAUDET; M^{mes} L. DEROUET-DRESCO, M. FEUILLIE et N. BARIAND; M. J. GAY, pour leur précieuse participation à l'élaboration de ce travail;

et tous les amis, les travailleurs et le personnel des Laboratoires de Paris et de Moulis pour leur esprit d'entraide et leur dévouement.

Je dois au *Centre National de la Recherche Scientifique* et à sa compréhension d'avoir pu mener à bonne fin ce travail, dégagée de toute obligation étrangère.

Je n'aurais garde d'oublier l'aide affectueuse, parfois sévère, de mon mari, dont la rédaction de ce travail porte souvent témoignage.

HISTORIQUE ET INTRODUCTION

Le premier animal cavernicole connu est un Amphibien, le Protée anguillard. Il fut signalé de Carniole, en 1689, par J. WEICHARD VON VALVASOR. Le *Proteus anguinus* est scientifiquement décrit par LAURENTI en 1781.

C'est également en Carniole, que furent découverts les premiers cavernicoles terrestres. En 1831, le comte F. VON HOHENWART trouve le *Leptodirus hohenwarti* dans la grotte de Postojna (Adelsberg); F. SCHMIDT le décrit en 1832. Un an plus tard, est capturé l'*Antisphodrus schreibersi*. Suivent alors, toujours en Carniole, les multiples découvertes concernant les formes terrestres et aquatiques, par R. VON KHEVENHÜLLER, H. et F. SCHMIDT, L. MILLER, G. VON FRAUENFELD, etc. En 1844, TELLKAMPF fait connaître la faune des grottes américaines du Kentucky. En 1857, CH. LESPÈS signale les premiers cavernicoles des Pyrénées, dans les grottes de l'Ariège. Les explorations systématiques des grottes ne commencèrent qu'aux environs de 1870. Ce sont les Entomologistes : O. LÉONARD, P. NOVAK, C. SETNIK et V. APFELBECK, dans les Balkans; L. GANGLBAUER, E. REITTER et J. MÜLLER, dans les chaînes dinariques; O. HAMANN, dans le Karst; dans les Apennins, A. DODERO et R. GESTRO (Ligurie et Toscane); en Ariège, DIECK, et, dans la chaîne pyrénéenne, E. ABEILLE DE PERRIN, F. DE SAULCY, CH. DELAROUZÉE, J. LINDER et CH.-P. DE LA BRÛLERIE. A partir de 1900, E.-G. RACOVITZA et R. JEANNEL visitent méthodiquement de très nombreuses grottes. En 1904, ils créent *Biospeologica*, la première revue spécialisée.

Jusqu'au début du siècle, les travaux parus ont essentiellement traité de la systématique. Pour l'Entomologie, nous citerons les plus

importants : ceux de J. C. SCHIÖDTE (1849), C. SCHAUFUSS (1861), E. ABEILLE DE PERRIN et F. DE SAULCY (1872), CH.-P. DE LA BRÛLERIE (1872), L. BEDEL et E. SIMON (1875), G.-H. HORN (1880), G. JOSEPH (1882), E. REITTER (1885-1889), L. GANGLBAUER (1889). Enfin, à partir de 1908, R. JEANNEL entreprend la série de ses révisions et monographies sur les *Bathysciinæ* et les *Trechinæ*.

En ce qui regarde la systématique des larves, on rappellera : J. C. SCHIÖDTE (1862), L. GANGLBAUER (1889), L. WEBER (1899-1902), P. DE PEYERIMOFF (1906), R. JEANNEL (1908-1909), L. BOLDORI (1931) et al.

Bien que nous ayons quelques observations anciennes sur la biologie : G. JOSEPH (1872), V. MAYET (1876), J. SAINTE-CLAIRE DEVILLE (1902), il faut attendre E.-G. RACOVITZA (1907) pour que soient réellement abordés les problèmes de la Biospéologie.

R. JEANNEL y a consacré une part très importante de son activité. Sa première « Etude des conditions d'existence dans le domaine souterrain » parut en 1926. En 1943, il a rassemblé ses observations et les connaissances actuelles dans son ouvrage « Les fossiles vivants des cavernes ». L. FAGE, à la suite des travaux de A. MAYER et L. PLANTEFOL (1925) sur les mousses, a insisté sur l'importance du facteur humidité dans les phénomènes de dépigmentation. En 1931, il a publié un « Essai sur l'Evolution souterraine et son déterminisme ». Enfin, à la direction du Laboratoire Souterrain du Centre National de la Recherche Scientifique, le Professeur A. VANDEL s'est consacré à l'étude des problèmes généraux de la Spéléologie et dirige les *Annales de Spéléologie*.

Rappelons, pour mémoire, les expérimentations succinctes de C.-H. EIGENMANN (1900) avec ses recherches sur les Poissons aveugles, de A. VIRÉ (1897) dans les Catacombes de Paris, de H. GADEAU DE KERVILLE (1910) à Rouen, de A. PERCO (1930) dans la grotte-laboratoire de Postojna. Plus récemment, nous mentionnerons le travail de F. BERNARD (1932) sur les cavernicoles à yeux réduits, les expériences de W. D. BURBANCK et J. P. EDWARDS (1947-1948) sur *Cambarus rusticus* et *C. setosus*, et les essais d'élevage entrepris par les Italiens L. BOLDORI (1933 et suiv.) et C. MENOZZI (1939).

Mais la véritable période expérimentale est actuelle. En ce qui concerne plus spécialement la physiologie, nous devons citer les thèses toutes récentes de L. DRESCO-DE ROUET (1960) sur les Araignées et de R. GINET (1960) sur les *Niphargus*, ainsi que les travaux de R. HUSSON (1953) et, à l'étranger, ceux de THINES et les expériences très poussées des Américains C. BREDER et Miss P. RUSKIN (1947) et de l'Allemand SÜLING sur le Poisson cavernicole : *Anophtichthys jordani* D.

Avec le développement croissant des recherches, la Spéléologie s'est organisée scientifiquement en se spécialisant. D'où la création de Laboratoires souterrains (MOULIS, ANTHEUIL; HAN-SUR-LESSE, en Belgique; BARADLA, en Hongrie; GROTTA GIGANTA et C. DORIA, près de

Trieste; LA NEAPOLE, en Italie; TULAR, en Yougoslavie; LA CLOSANI, en Roumanie; MAMMOTH CAVE, aux U. S. A. [en cours]), nécessités par la centralisation et l'interdépendance des disciplines.

Les recherches que nous avons entreprises sur les *Bathysciinæ* et les *Trechinæ* cavernicoles s'inscrivent dans un programme général d'études concernant la biologie des Arthropodes troglobies. La littérature montre la pauvreté de nos connaissances sur le problème, pourtant fondamental, de leur biologie : dans la hiérarchie des urgences, il y avait là une lacune que l'on devait essayer de combler au plus tôt.

L'importance et la diversité des *Bathysciinæ* ont dicté notre choix initial (1). Ces Insectes possèdent en effet de nombreux avantages : la majorité des espèces sont riches en individus; on y trouve des muscicoles, des endogés et des troglobies; l'aire géographique de la sous-famille est vaste : elle s'étend des Pyrénées au Karst dinarique. On peut donc espérer retirer de l'étude de types représentatifs une information variée qui donnera non seulement un aperçu sur l'ensemble des *Bathysciinæ*, mais encore des indications sur l'évolution des troglobies, l'influence de la ségrégation géographique, le rôle des facteurs écologiques, etc.

Nos efforts ont donc porté avant tout sur le « débroussaillage » de problèmes fondamentaux concernant les Coléoptères cavernicoles : installation d'élevages au laboratoire, connaissance de l'écologie et de l'éthologie, en particulier de la reproduction et du cycle évolutif, et enfin, anatomie et systématique des larves et nymphes.

(1) En 1943, d'après R. JEANNEL, on en connaissait 600 espèces ou sous-espèces. Actuellement leur nombre doit être bien supérieur.

CHAPITRE PREMIER

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — MATÉRIEL. POSITION SYSTÉMATIQUE

Les *Bathysciinæ* forment une sous-famille des *Catopidæ*. Ceux-ci, actuellement séparés des *Silphidæ*, appartiennent au sous-ordre des *Staphylinoidea*, dans l'ordre des Coléoptères. Des deux tribus qui composent la sous-famille — les *Bathysciini* et les *Antroherpona* — seule la première a retenu notre attention.

Parmi les *Bathysciini*, nous n'avons pratiquement étudié que le groupe des *Euryscapes* (Division I). Celui des *Théléomorphes* (Divisions II et III) fut laissé de côté. Quant au dernier groupe — celui des *Brachyscapes* (Divisions IV et V) — nous n'en connaissons que le *Leptodirus hohenwarti* Schmidt.

Les *Euryscapes* renferment de nombreuses espèces indigènes. Mis à part *Bathysciola schiödtei grandis* Fairm., elles se rangent en séries phylétiques « de genres cavernicoles à des stades évolutifs divers. Chacune de ces séries phylétiques est spéciale à une région géographique actuelle » (JEANNEL, 1924). On a ainsi les séries de

Speonomus, pyrénéenne,
Diaprysius, cévenole,
Cytodromus, alpine et jurassienne.

Série phylétique de *Speonomus* (12 genres).

Nos travaux ont porté sur 4 genres :

a) *Speonomus* Jeannel (2 sous-genres étudiés sur 7).

Sous-genre *Machaeroscelis* Jeann. : une seule espèce, *Sp. (M.) infernus*, avec deux sous-espèces : *infernus* Dieck et *arbasanus* Jeann., de l'Ariège.

Sous-genre *Speonomus* Jeann.

Section I : *Sp. (s. str.) delarouzei delarouzei* Fairm., des Pyrénées-Orientales.

Section II : *Sp. (s. str.) : stygius stygius* Diek et *tisiphone* Jeann.; *piochardi* Ab.; *curvipes* La Brûl.; *longicornis longicornis* Saulcy; *pyrenaeus nadari* Jeann.; *diecki* Saulcy, toutes espèces ariégeoises.

Section III : *Sp. (s. str.) : zophosinus oviformis* La Brûl.; *hydrophilus normandi* Jeann.; *abeillei* Saulcy, de l'Ariège; *alexinæ* Jeann., des Basses-Pyrénées.

- b) *Paraspeonomus* Coiffait : une seule espèce, *P. vandeli* Coif., de l'Ariège.
- c) *Bathysciella* Jeannel : une seule espèce, *B. Jeanneli* Ab., de l'Ariège.
- d) *Antrocharis* Abeille : une seule espèce, *A. querilhaci dispar* Ab., de l'Ariège.

Série phylétique de *Diaprysius* (1 genre).

Une seule espèce nous est connue de la section II, *D. serullazi serullazi* Peyer., de l'Ardèche.

Série phylétique de *Cytodromus* (5 genres).

Chacun d'eux a fait l'objet d'une étude.

a) *Royerella* Jeannel (1 sous-genre étudié sur 2) : sous-genre *Royerella* Jeannel. Deux espèces *R. (s. str.) tarissani lentensis* Fagn., *vertacomica* Fagn. et *ferriensis* Fagn., de la Drôme et *R. (s. str.) villardi villardi* Bedel, du Jura et de l'Ain.

b) *Cytodromus* Abeille : une seule espèce, *C. dapsoïdes* Ab., de la Drôme.

c) *Speodiætus* Jeannel : seule espèce étudiée, *S. galloprovincialis* Fairm., du Var.

d) *Trogloedromus* S. C. D. : seule espèce étudiée, *T. bucheti gaveti* S. C. D., des Alpes-Maritimes.

e) *Isereus* Reitter : *I. serullazi* Fagn. et *colasi* Bonad., des Alpes-Maritimes.

Les *Brachyscapes* n'ont aucune espèce française. Ils habitent le massif de Bihar, les Alpes de Transylvanie et les massifs dinariques. Dans la division V, nos recherches ont porté sur une espèce de la série phylétique de *Leptodirus*, *Leptodirus hohenwarti hohenwarti* Schmidt, qui habite le versant danubien du Karst (Dinariques septentrionales).

B. — MÉTHODES

a) **Récolte et transport.** — Le matériel est capturé à l'aspirateur, après la pose — ou non — d'appâts appropriés. Les Insectes recueillis sont enfermés dans des tubes de verre doublés à l'intérieur d'une pellicule de plâtre — humectée lors de l'emploi — et transportés dans un emballage calorifugé. Leur expédition, même sur de longs parcours, s'effectue avec des pertes modérées (mortalité de l'ordre de 15 % au maximum). Toutes ces manipulations n'apportent aucun dommage irréversible pour l'organisme, car, après une période de trouble, dont l'ampleur dépend des perturbations subies, les troglobies reprennent une activité apparemment normale.

b) **Élevage.** — On entretient les élevages à la chambre froide (11° C $\pm$ 2), dans des armoires frigorifiques réglées, au degré près, à 8, 10 ou 15° C. L'hygrométrie relative varie de 60 à 70 % pour la chambre froide, et de 80 à 90 % pour les armoires.

A quelques variantes près, les troglobies furent tous élevés suivant le même dispositif. Dans de grandes cuvettes en matière plastique pour bains photographiques, on coule un fond de plâtre, qui, imbibé

d'eau, sert à régler le degré hygrométrique local. Sur ce fond, on dispose des petites cuves de plâtre, garnies de « sols » divers et fermées par une vitre, qui servent de logis à chaque couple d'Insectes. La grande cuvette est normalement close par une vitre. L'avantage de ce système est de permettre, par tâtonnements, le réglage de l'hygrométrie, toujours très élevée. Par ailleurs, la porosité du plâtre évite les inconvénients d'un confinement trop rigoureux. Nous ne nous étendrons pas davantage sur les dispositifs d'élevage, car, en collaboration avec ED.-PH. DELEURANCE, ce problème fait actuellement l'objet d'une étude méthodique, dans un but de rationalisation. Disons simplement que le troglobie tolère d'assez gros écarts de température mais qu'il se montre très exigeant pour l'hygrométrie. Il paraît très sensible à l'agitation de l'air.

Régulièrement, deux fois par semaine, on change la nourriture, récolte les œufs et nettoie les logis (enlèvement des résidus alimentaires et des champignons).

La nourriture est servie sur de petites assiettes de papier filtre humide; elle consiste en jeunes Grillons (*Acheta domestica* L.) du premier âge, tués par le froid. Signalons que les animaux fraîchement capturés sont généralement affamés.

La récolte des œufs se fait au pinceau de martre. On les groupe par semaine. A l'éclosion, la larve est transportée dans un logis analogue à celui des imagos.

c) Morphologie. — Tous les dessins sont exécutés à la chambre claire. Pour les sujets *in toto*, préalablement fixés au liquide de Bouin ou de Carnoy, on emploie la loupe binoculaire. Pour les études fines, on utilise les montages au polyvinyl lactophénol et le microscope.

d) Histologie. — *Ovaires.* — On prélève les organes sur des sujets disséqués dans le liquide de Tyrode. Les ovaires sont alors traités au fixateur de Bouin à l'alcool ou de Carnoy. Après une double inclusion gélouse-paraffine 56°-58°, les pièces sont débitées à 6 μ . Pour la simple étude anatomique, nous avons utilisé la coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine et celle de Prenant. Dans la recherche du glycogène, nous avons employé la technique du A. P. S. Celle du vert de méthyle pyronine a servi pour le nucléole.

Appareil digestif. — Les larves, fixées au Bouin alcoolique ou au Carnoy, sont incluses à la paraffine 56°-58°, et coupées à 6 μ . Elles sont colorées à l'hématoxyline ferrique-éosine-vert lumière (Prenant).

SYSTÉMATIQUE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

(Tableau récapitulatif).

Famille des *Catopidæ*.

— Sous-famille des *Bathysciinæ* (Classification : R. JEANNEL, Monographie des *Bathysciinæ* [1924]).
Tribu des *Bathysciini*.

I. — GROUPE DES EURYSCAPES (Division I).

Genre *Bathysciola* Jeann. Section VI.Sous-genre *Bathysciola* Jeann. *schiodtei grandis* Fairm.

SÉRIE PHYLÉTIQUE DE « SPEONOMUS ».

Genre *Speonomus* Jeann.Sous-genre *Machæroscelis* Jeann.*infernus* Dieck.Sous-genre *Speonomus* Jeann.Section I *delarouzei* Fairm.Section II *stygus* Dieck.*piochardi* Ab.*curvipes* La Brûl.*longicornis* Saulcy.*pyrenæus* Lesp.*diecki* Saulcy.Section III *zophosinus* Saulcy.*hydrophilus* Jeann.*abeillei* Saulcy.*alexinæ* Jeann.Genre *Paraspeonomus* Coiff. *vandeli* Coiff.Genre *Bathysciella* Jeann. *jeanneli* Ab.Genre *Antrocharis* Ab. *querilhaci* Lesp.

SÉRIE PHYLÉTIQUE DE « DIAPRYSIUS ».

Genre *Diaprysius* Ab. *serullazi* Peyer.

SÉRIE PHYLÉTIQUE DE « CYTODROMUS ».

Genre *Rogerella* Jeann. *tarissani* Bedel.Genre *Cytodromus* Ab. *dapsoïdes* Ab.Genre *Troglodromus* S. C. D. *bucheti gaveti* S. C. D.Genre *Isereus* Reitt. *serullazi* Fagn.*colasi* Bonad.

II. — GROUPE DES BRACHYSCAPES (Division V).

SÉRIE PHYLÉTIQUE DE « LEPTODIRUS ».

Genre *Leptodirus* Schm. *hohenwarti* Schm.— Sous-famille des *Catopinæ*.Genre *Choleva* Latreille *angustata* Fab.*fagniezi* Jeann.

CHAPITRE II

ÉTHOLOGIE ET ÉCOLOGIE

A. — POPULATION

a) *Distribution des sexes.* — AU LABORATOIRE. — En élevage (tableau I), on constate une égale proportion de mâles et de femelles dans les générations ($\chi_1^2 = 0,32$; $0,50 < P < 0,70$). Ce rapport est général pour les espèces considérées ($\chi_2^2 = 4,45$; $0,30 < P < 0,50$).

TABLEAU I
DISTRIBUTION DES SEXES. ÉLEVAGE AU LABORATOIRE

ESPÈCE	POPULATION	FEMELLES	POURCENTAGE DES FEMELLES	PRODUIT
<i>Troglodromus bucheti</i> ..	28	14	0,5000	7,4000
<i>Iserius serullazi</i>	15	7	0,4666	3,2662
<i>Iserius colasi</i>	36	16	0,4444	7,1104
<i>Cytodromus dapsoïdes</i> ..	9	4	0,4444	1,7776
<i>Speonomus longicornis</i> .	67	40	0,5970	23,8800
	155	SX = 81	$\bar{p} = 0,5225$ $\bar{q} = 0,4775$	SpX = 43,4342

$$\chi_1^2 = \frac{(81-74)^2}{155} = \frac{49}{155} = 0,32 \quad \text{d.l. : 1} \quad 0,50 < P < 0,70.$$

$$\chi_2^2 = \frac{\text{SpX} - \bar{p}\text{SX}}{\bar{p}\bar{q}} = \frac{43,4342 - 42,3225}{(0,5225)(0,4775)} = 4,45 \quad \text{d.l. : 4} \quad 0,30 < P < 0,50.$$

DANS LA NATURE. — On observe parfois un nombre égal de mâles et de femelles (tableau II, $\chi_1^2 = 0,74$; $0,30 < P < 0,50$), mais le plus souvent les femelles dominant légèrement (fig. 1) (1). On note aussi des valeurs très anormales : *Troglodromus bucheti gaveti*, 196 femelles/31 mâles (Grotte de Valbonne, Alpes-Maritimes), *Leptodirus hohenwarti*, 30 F/5 M (Grotte de Dimnice, Yougoslavie).

(1) La rencontre plus fréquente des femelles tient probablement à des particularités éthologiques liées au sexe (cf. B).

La statistique indique que la proportion des sexes ne varie pas significativement au cours de l'année (tableau II, $\chi^2 = 2,72$; $0,30 < P < 0,50$).

TABLEAU II

PROPORTION DES SEXES AU COURS DE L'ANNÉE DANS LA NATURE
Speonomus longicornis. Grotte du Portel (Ariège).

TRIMESTRE	POPULATION	FEMELLES	POURCENTAGE	PRODUIT
I	367	196	0,5340	104,6640
II	70	30	0,4285	12,8550
III	174	88	0,5057	44,5016
IV	370	190	0,5135	97,5650
	981	504	$\bar{p} = 0,5137$ $\bar{q} = 0,4863$	259,5856

$$\chi^2_1 = \frac{(504 - 477)^2}{981} = \frac{729}{981} = 0,74 \quad \text{d. l. : 1} \quad 0,30 < P < 0,50.$$

$$\chi^2_2 = \frac{0,6808}{0,2498} = 2,72 \quad \text{d. l. : 3} \quad 0,30 < P < 0,50.$$

b) Age. — I. — La composition de la population par classes d'âge ne peut s'évaluer qu'indirectement. En effet, l'observation ne permet pas de connaître l'âge de l'Insecte : seuls se distinguent, par leur livrée claire, les jeunes imagos (moins d'un an).

La proportion de ces jeunes sujets varie beaucoup. Pour une même espèce et dans la même grotte, elle change considérablement au cours de l'année (tableau III, $\chi^2 = 363$, soit $P < 0,01$). Toutefois, les causes de cette variabilité ne semblent pas saisonnières. En effet, on trouve couramment de grandes différences dans une même journée pour

TABLEAU III

PROPORTION DES JEUNES AU COURS DE L'ANNÉE DANS LA NATURE
Speonomus longicornis. Grotte du Portel (Ariège).

TRIMESTRE	POPULATION	JEUNES	POURCENTAGE	PRODUIT
I	352	60	0,1704	10,2240
II	70	43	0,6142	26,4106
III	174	164	0,9425	154,5700
IV	323	66	0,2043	13,4838
	919	333	$\bar{p} = 0,3626$ $\bar{q} = 0,6374$	204,7

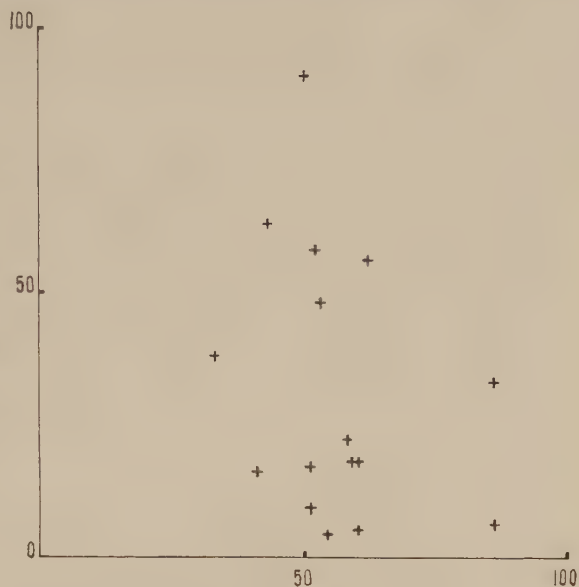
$$\chi^2 = \frac{204,7 - 120,7}{(0,3626)(0,6374)} = 363 \quad \text{d. l. : 3} \quad P < 0,01.$$

deux grottes voisines : ainsi, le 17 mars 1953, nous avons récolté dans la grotte du Portel 27 jeunes sur un total de 81 *Speonomus longicornis* (33,3 %) et au Clos de Pighail, 4 seulement pour 69 (6 %). Par ailleurs, de semblables disparités existent pour des grottes prospectées régulièrement aux mêmes époques sur plusieurs années : ainsi, à Las Souleillos, en février 1956, 1957 et 1958, on a recueilli respecti-

Fig. 1.

En abscisses : pourcentages des femelles dans les échantillons de populations récoltés dans la nature (*Speonomus longicornis*, *pyrenæus*; *Troglodromus bucheti gaveti*; *Cytodromus dapsoides*; *Leptodirus hohenwarti*; *Paraspeonomus vandeli*). Total : 2 000 individus.

En ordonnées : pourcentages de jeunes femelles dans les échantillons d'imagos femelles.



vement 23 jeunes *Paraspeonomus vandeli*/85 (27 %), 86/160 (54 %) et 8/160 (5 %).

Nous ignorons les raisons de ces variations. L'absence de corrélation entre le pourcentage des jeunes et celui des vieilles femelles dans la population récoltée (fig. 1) rend douteux le jeu éventuel de territoires de ponte.

On peut avoir une idée de la distribution des classes d'âge en analysant le taux de mortalité. Dans une population en équilibre, ces classes sont égales et le taux reste constant. Quand les conditions d'élevage sont au point, il suffit donc, en partant d'un échantillon, d'observer la mortalité en fonction du temps. Le plus souvent, on constate que les classes sont uniformément distribuées (fig. 2 et 3). Dans le cas d'animaux difficiles à élever, ou d'observations trop brèves, le taux de mortalité sur une période donnée permet une première approximation (tableaux IV et V). L'ensemble des résultats concorde avec l'hypothèse d'une distribution uniforme des classes (pour les femelles et les mâles on a respectivement : $\chi^2_2 = 6,13$ et $3,20$, soit $0,20 < P < 0,30$ et $0,50 < P < 0,70$).

II. — On ne peut chiffrer d'une manière précise la longévité des imagos : nous n'étions pas équipé pour étudier ce problème sur les

sujets nés au laboratoire. Mais nous possédons suffisamment de données pour s'en faire une idée approximative.

En mois, pour les femelles et les mâles, les valeurs maximales

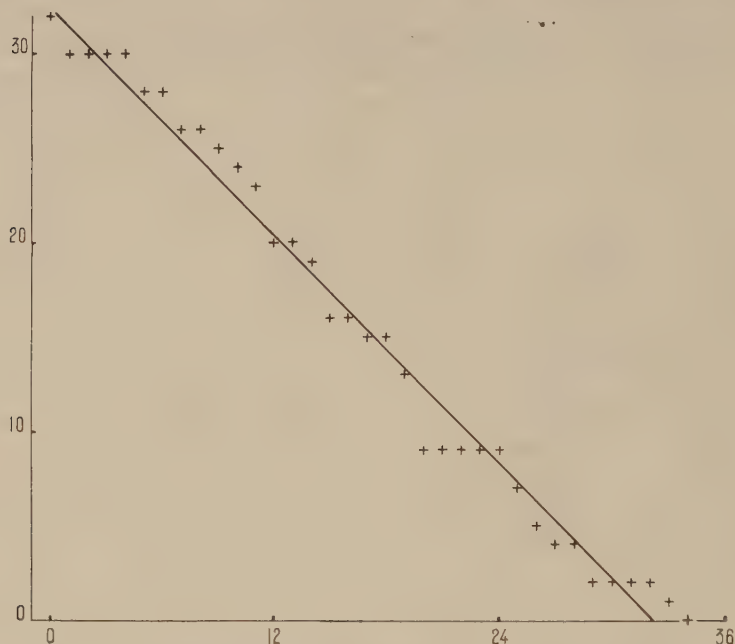


FIG. 2. — Distribution de la mortalité en fonction du temps.

Femelles (*Isereus colasi*).

En abscisses : mois. En ordonnées : ~~nombre de morts.~~ population restant

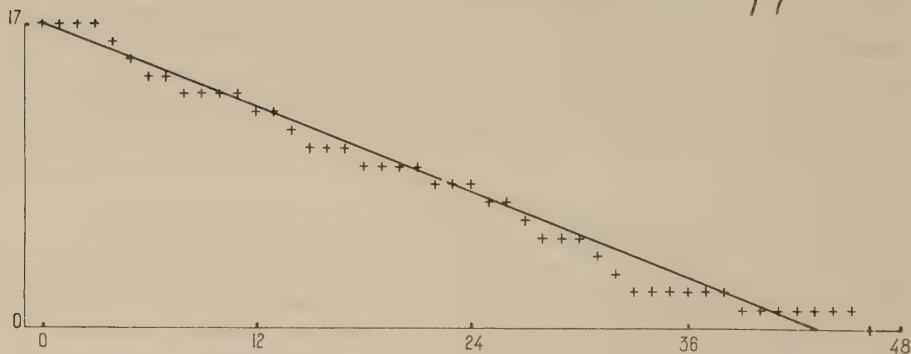


FIG. 3. — Distribution de la mortalité en fonction du temps.

Mâles (*Isereus serullazi*).

En abscisses : mois. En ordonnées : ~~nombre de morts.~~ population restant

enregistrées ont été respectivement : 35 et 54 (*Speonomus delarouzei*), 32 et 48 (*Speonomus longicornis*), 34 et 47 (*Isereus serullazi*), 36 et 50 (*I. colasi*), 23 et 36 (*Leptodirus hohenwarti*). Les *Bathysciinae* recueillis dans la nature et élevés au laboratoire ont donc des longévités voisines, les mâles atteignant un âge plus avancé.

Le caractère uniforme des classes permet de tirer une estimation de la longévité en examinant le taux de mortalité sur un temps connu (tableaux IV et V). Les valeurs du χ^2_1 s'accordent avec l'hypothèse de 5 ans pour les mâles et 4 ans pour les femelles.

La différence significative ($\chi^2 = 5,4$, soit $0,02 < P < 0,05$) entre mâles et femelles nous paraît artificielle. Elle aurait une autre cause : ces dernières sont plus difficiles à élever. Autrement, on devrait observer un surplus de mâles dans les populations (cf. a).

Il nous semble en définitive raisonnable d'accepter, pour chaque sexe, une longévité de 4 à 5 ans (1).

TABLEAU IV. — MORTALITÉ SUR 12 MOIS (FEMELLES)

ESPÈCE	POPULATION	MORTS	POURCENTAGE	PRODUIT
<i>Leptodirus hohenwarti</i> ..	19	8	0,4210	3,3680
<i>Iserius serullazi</i>	41	12	0,2926	3,5112
<i>Troglodromus bucheti</i> ...	75	15	0,2000	3,0000
<i>Antrocharis querilhaci</i> ...	76	19	0,2500	4,7500
<i>Speonomus longicornis</i> ..	37	8	0,2162	1,7296
<i>Speonomus delarouzei</i> ..	60	20	0,3333	6,6666
	308	82	$\bar{p} = 0,2662$ $\bar{q} = 0,7338$	23,0254

$$\chi^2_1 = \frac{(226 - 3 \times 82)^2}{924} = \frac{400}{924} = 0,43 \text{ d.l. : } 1 \quad 0,50 < P < 0,70.$$

$$\chi^2_2 = \frac{23,0254 - 21,8284}{0,1953} = \frac{1,1970}{0,1953} = 6,13 \text{ d.l. : } 5 \quad 0,20 < P < 0,30.$$

TABLEAU V. — MORTALITÉ SUR 12 MOIS (MÂLES)

ESPÈCE	POPULATION	MORTS	POURCENTAGE	PRODUIT
<i>Leptodirus hohenwarti</i> ..	19	7	0,3684	2,5788
<i>Iserius serullazi</i>	8	1	0,1250	0,1250
<i>Troglodromus bucheti</i> ...	15	5	0,3333	1,6665
<i>Antrocharis querilhaci</i> ...	76	19	0,2500	4,7500
<i>Speonomus longicornis</i> ..	39	8	0,2051	1,6408
<i>Speonomus delarouzei</i> ...	40	9	0,2250	2,0250
	197	49	$\bar{p} = 0,2487$ $\bar{q} = 0,7513$	12,7851

$$\chi^2_1 = \frac{(148 - 4 \times 49)^2}{788} = \frac{2304}{788} = 2,92 \text{ d.l. : } 1 \quad 0,05 < P < 0,10.$$

$$\chi^2_2 = \frac{12,7851 - 12,1863}{0,1868} = \frac{0,5988}{0,1868} = 3,20 \text{ d.l. : } 5 \quad 0,50 < P < 0,70.$$

(1) A l'exception sans doute de *Bathysciola schiödtei grandis* qui n'atteindrait pas 3 ans.

B. — ACTIVITÉ GÉNÉRALE

Imagos. — Leur vivacité varie selon les espèces : ainsi, les *Speonomus* se déplacent avec agilité, alors que les *Leptodirus* sont lents et maladroits.

Nous avons étudié l'activité générale sur *Speonomus diecki*, au laboratoire et dans les conditions naturelles, à l'aide du microactographe de R. CHAUVIN (1943). Une mince couche de plâtre double l'intérieur du tube en verre où se déplace l'animal; elle est humidifiée avant chaque séance. Un enduit externe à l'encre de Chine arrête la lumière.

Dans toutes nos expériences, on remarque une phase initiale d'intense mobilité, évidemment consécutive aux manipulations; nous l'éliminons.

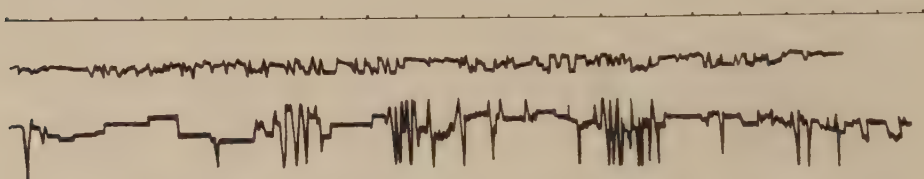


FIG. 4. — Actogrammes de *Speonomus diecki* mâle (supérieur) et femelle (inférieur) séparés lors de la copulation.

Température : 8° C. Echelle des temps : un intervalle = 1 heure.

Les résultats obtenus sont homogènes; nous en donnons un exemple avec les actogrammes des figures 7 et 8.

Ils montrent deux faits importants :

1° *L'absence de rythme nycthéméral.* On observe, sur 24 heures, une activité d'allure uniforme, entrecoupée de phases de repos.

2° *La différenciation sexuelle des activités,* mieux visible encore sur la figure 9.

Lors de motivations diverses, correspondant à des états physiologiques particuliers, la mobilité peut s'accroître (fig. 4); elle reste toujours dépourvue de rythmicité nycthémérale.

Les seuls rythmes que présentent les *Bathysciinæ* semblent donc spontanés, c'est-à-dire d'origine interne — induits par leur physiologie. Chaque sujet règle indépendamment sa vie.

Nous ignorons tout de l'équipement sensoriel. Il est donc difficile de se représenter l'Univers des Insectes troglobies. Nous avons seulement remarqué la finesse de leur odorat, la sensibilité à l'agitation de l'air et à l'hygrométrie, qui les guident dans leurs déplacements. Mises à part certaines espèces, comme *Paraspeonomus vandeli*, *Speodiætus galloprovincialis*, on doit souligner que les réactions de contact (thigmotactisme) sont peu marquées. Ils réagissent beaucoup plus à la chaleur qu'à la lumière.

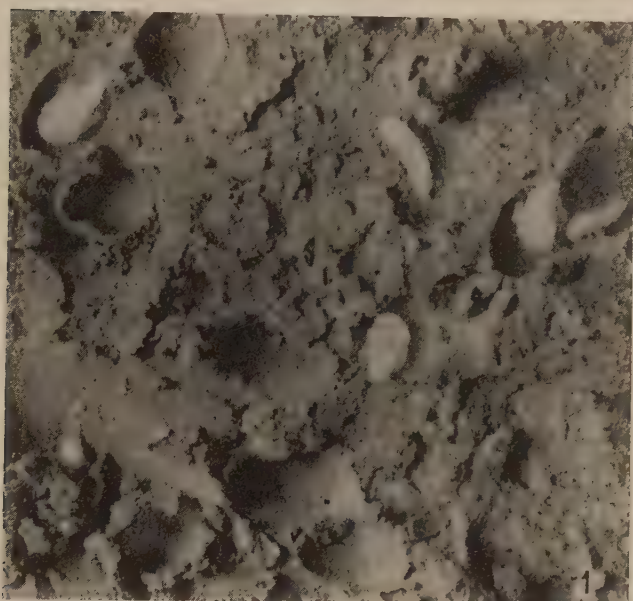


PLANCHE I

FIG. 1. — Groupement des logettes de *Speonomus longicornis* dans l'enceinte d'élevage, certaines ouvertes pour montrer les larves et nymphes. Gr. : $\times 3,5$ environ.

FIG. 2. — Détails. Gr. : $\times 8$ environ.

C. — INDUSTRIE

a) *Imagos*. — On ne leur connaît aucune activité instinctive complexe, telle que construction, soins aux jeunes, chasse, etc. Les mâles et les femelles creusent dans le sol de courts boyaux; nous ignorons le déterminisme de ces fouissements que nous rattachons provisoirement à un comportement de fuite. Plus énigmatique est l'activité de certains *Bathysciïnæ* comme *Bathysciella jeanneli*, *Royerella tarisani*, qui, dans nos élevages, débitent curieusement en petites particules des mottes de calcaire.

b) *Larves*. — Elles se caractérisent par leur activité bâtisseuse. Les *Bathysciïnæ*, en effet, construisent des logettes sphériques, non seulement lors de la nymphose, mais encore, fait exceptionnel, lors des autres mues. La larve marque d'ailleurs une propension à construire des logettes, car celles-ci ne coïncident pas nécessairement avec ces étapes physiologiques : il y a souvent des logettes en *surnombre*, bâties, par exemple, sitôt l'éclosion. Il en résulte une tendance à la claustration et à la sédentarité, avec institution d'un gîte — la logette — où l'animal se retire avec ses proies. L'absence d'une rigoureuse concordance entre la motivation de construire et la phase physiologique qui précède la mue doit être soulignée. La construction d'une *logette de mue* n'est pas fatale; on peut d'ailleurs les supprimer : le développement reste possible.

La larve possède un pouvoir de régulation très étendu : elle peut non seulement réparer ou reconstruire sa logette, mais encore adopter des vieilles logettes étrangères, même abandonnées à l'état d'ébauche, qu'elle termine alors. Les larves à cycle contracté gardent la faculté de construire une logette jusqu'à 1,5 mois après leur naissance, et celle de réparer jusqu'à 4,5 mois. En élevage, on remarque que les individus *groupent* leurs logettes (Pl. I), souvent réduites alors à des calottes sphériques.

Tout matériau suffisamment meuble est utilisable : argile, calcaire, plâtre; les larves à cycle contracté sont cependant plus exigeantes. Plus la matière à travailler est dure, plus le dôme de la logette se réduit.

Pour bâtir, la larve choisit une aire et, sans en sortir, elle œuvre en arrachant des particules au substrat, qu'elle assemble ensuite en assises successives, formant ainsi un abri en forme d'igloo, entièrement clos.

Nous n'avons jamais observé d'activité fouisseuse comparable à celle des imagos.

D. — NOURRITURE

a) *Imagos*. — Les *Bathysciinæ* sont surtout saprophages. Ils ont une nourriture extrêmement variée où entrent des animaux appartenant à des embranchements très divers, par exemple Annélides (Oligochètes), Arthropodes (Insectes, Crustacés) et même Vertébrés (1). Cet éclectisme révèle l'étendue des capacités digestives de leur équipement enzymatique. (On n'a jamais signalé la présence de symbiotes; nous n'en avons pas vu.) Les individus bien nourris mangent rarement leurs œufs.

Souvent, l'Insecte transporte un moment sa nourriture avant de la dévorer.

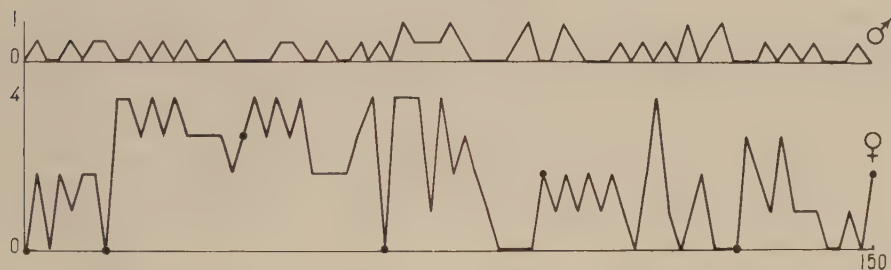


FIG. 5. — Evolution quantitative de l'alimentation sur 150 jours.
Contrôle tous les 2 jours. • : ponte.

En ordonnées : nombre de grillons mangés (*Iserius serullazi*).

La constante voracité des animaux qui viennent d'être capturés démontre un état de sous-alimentation chronique. Leur résistance au jeûne est remarquable : chez *Speonomus longicornis* et *Antrocharis querilhaci* elle dépasse 6 mois pour la femelle et 8 pour le mâle.

Chez les espèces à gros œufs, la femelle se nourrit suivant un rythme dont la périodicité est synchrone de la ponte (fig. 5). Après le dépôt de l'œuf, l'alimentation est maximale; elle décroît ensuite assez régulièrement, jusqu'à devenir brutalement nulle au moment de la ponte (fig. 6). La phase d'anorexie serait provoquée par la taille de l'œuf, car nous ne l'avons pas décelée chez *Speonomus delarouzei*.

Le mâle (fig. 5 et 6) n'a pas de rythme.

La femelle mange beaucoup plus que le mâle; le rapport dépasse souvent 7.

Il semble que les *Bathysciinæ* ne boivent pas : aucune expérience tentée avec de l'eau colorée (rouge neutre, bleu de méthylène) n'a donné de résultat positif. Ils doivent surtout tirer l'eau à l'état de

(1) On sait que le fromage est un appât de choix.

vapeur dans l'atmosphère, ce qui expliquerait la résistance au jeûne et, par contre, l'exquise sensibilité à l'humidité.

Cette particularité, exceptionnelle chez les Coléoptères, peut être regardée comme un facteur important de leur destinée troglobie.

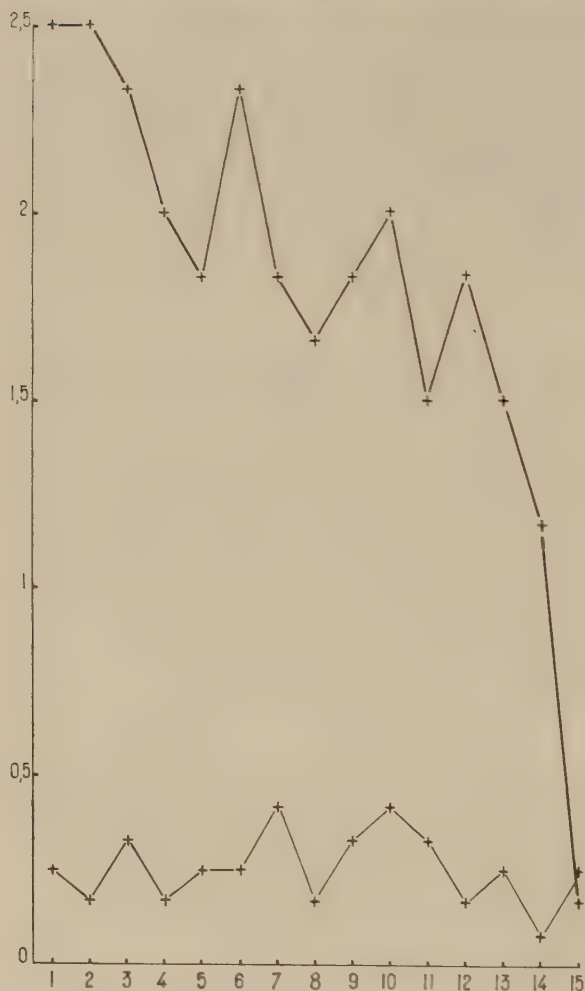


FIG. 6.

Evolution quantitative de l'alimentation, entre deux pontes consécutives; intervalles divisés en 15 classes de temps égaux. Pour les mâles, alimentation sur une période équivalente. Etablie sur 10 couples (*Isereus colusi*).

— : femelle.
— : mâle.

En ordonnées : nombre de grillons mangés.

b) Larves. — Leur régime est celui des imagos. Elles sont cependant plus carnassières, plus voraces aussi, et s'entre-dévorent. Elles transportent souvent leurs proies dans les logettes.

On verra que la période d'alimentation diminue avec la spécialisation des espèces, jusqu'à devenir nulle chez les plus évoluées (cf. chap. IV).

Nous avons étudié, sur *Bathysciola schiödtei grandis* et *Speonomus delarouzei*, l'influence d'une réduction expérimentale de la phase d'alimentation sur le développement.

La suppression de toute nourriture durant un stade reste toujours fatale à *Bathysciola schiödtei grandis*. Au contraire, *Speonomus delarouzei* est beaucoup moins sensible. Au premier stade, la larve réagit comme celle de *Bathysciola schiödtei grandis* : elle meurt sans muer au bout du même laps de temps (25 à 35 jours). Mais, au deuxième stade, elle peut se passer de nourriture. Elle est même capable d'évoluer normalement quand on cesse de la nourrir le dixième jour du premier stade (ce qui correspond à une réduction des deux tiers de la période d'alimentation habituelle). *Ces données révèlent ainsi, chez Speonomus delarouzei, des potentialités évolutives à la disparition de la nutrition au dernier stade, étape qui, chez Bathysciella jeanneli, est normalement achevée.*

Comme les imagos, les larves, qu'elles se nourrissent ou non, ne boivent pas. Néanmoins l'absorption d'eau est importante comme le montrent les pesées effectuées sur *Antrocharis querilhaci*, qui ne mange pas. Alors que l'augmentation de poids est de 62 % pour l'œuf, elle passe à 40 % pour la larve et à 117 % pour la nymphe (poids de la mue exclu), les mesures (moyennes de 6 valeurs) donnant en gramme : 0,00053 (œuf jeune), 0,00086 (œuf à l'éclosion), 0,00086 (larve jeune), 0,0011 (larve de 3 mois), 0,0012 (larve en prépupe), 0,0026 (nymphe). On notera qu'au total, de l'œuf à la nymphe, la masse d'eau absorbée à travers le tégument correspond à 4 fois le poids initial.

E. — BIOTOPES

Les Coléoptères troglobies que nous avons étudiés ne sont pas liés d'une manière spécifique à leur milieu naturel : ils s'élèvent parfaitement sur des matériaux étrangers à leur grotte d'origine. *Les seules exigences impérieuses sont d'ordre climatique* : la température et, plus rigoureusement encore, l'hygrométrie. Un facteur sans doute très important, mais non encore bien compris, concerne la vitesse de la circulation de l'air.

Les *Bathysciinæ* ne se rencontrent pas tous dans les mêmes faciès. Certains, comme *Antrocharis querilhaci*, se trouvent surtout sur les parois stalagmitiques ; d'autres, comme les *Speonomus*, sont plus éclectiques, mais voyagent plutôt sur le sol, parmi les pierres ou éboulis ; d'autres enfin, comme *Paraspeonomus vandeli*, peut-être plus sensibles aux actions de contact, sont généralement peu visibles. Certaines espèces sont très localisées dans les grottes : on les trouve à des endroits fixes, jamais à d'autres qui, pourtant, apparaissent identiques. Il est fort probable que, pour l'Insecte, la Grotte est loin d'avoir la monotonie qu'elle revêt à nos yeux : elle doit être très diverse et riche en biotopes bien définis. Nous pensons que les exigences hygrométriques représentent la cause essentielle de la localisation des Insectes dans les grottes.

F. — TEMPÉRATURE

a) *Activité*. — Nous l'avons étudiée sur *Speonomus diecki*, à l'aide du microactographe de R. CHAUVIN, adapté comme précédemment décrit (B), aux températures ci-dessous (fig. 7 et 8).

$-6,5 \pm 1,5$ C (1)	$+6,5 \pm 1,5$ C (4)	$+17,5 \pm 2,5$ C (7)
$-3,5 \pm 1,5$ C (2)	$+9 \pm 1$ C (5)	$+22,5 \pm 2,5$ C (8)
$+2,5 \pm 2,5$ C (3)	$+12,5 \pm 2,5$ C (6)	

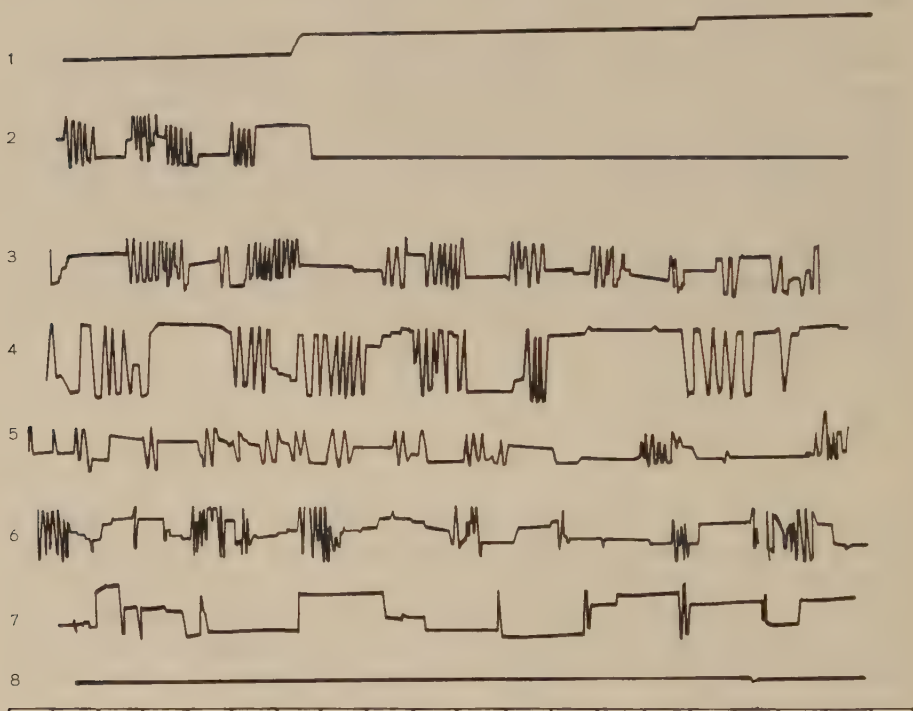


FIG. 7. — Actogrammes de *Speonomus diecki* femelle.
Echelle des temps : un intervalle = 1 heure. Explications dans le texte.

L'examen des actogrammes permet de dégager les faits suivants :
— Les points de torpeur supérieur et inférieur sont voisins de $+20^{\circ}$ C et 0° C.

— Les points léthaux correspondants se situent vers $+25^{\circ}$ C et -5° C.

— A partir de 0° C, et jusqu'à $+20^{\circ}$ C l'activité est faite d'une alternance assez régulière de périodes de mobilité et de repos.

— Les maximums d'activité diffèrent légèrement pour les mâles et les femelles; ils ne coïncident pas dans l'échelle des températures.

Pour les premiers, l'intégration (1) des périodes d'activité (activité totale) donne le maximum de 11 heures aux environs de $+6^{\circ}\text{C}$; pour les secondes, la valeur maximale atteint 12 heures et se place vers $+4^{\circ}\text{C}$.

A ces températures on constate (fig. 9), quel que soit le sexe, que les périodes d'activité et de repos tendent vers l'égalisation ($R/A \rightarrow 1$).

— Enfin, on remarque que, pour les températures comprises entre $+8^{\circ}$ et $+20^{\circ}\text{C}$, l'activité globale du mâle reste supérieure à celle de la femelle.

L'essentiel de ces données est représenté d'une manière synthétique par les graphiques de la figure 9 : en fonction de la tempé-

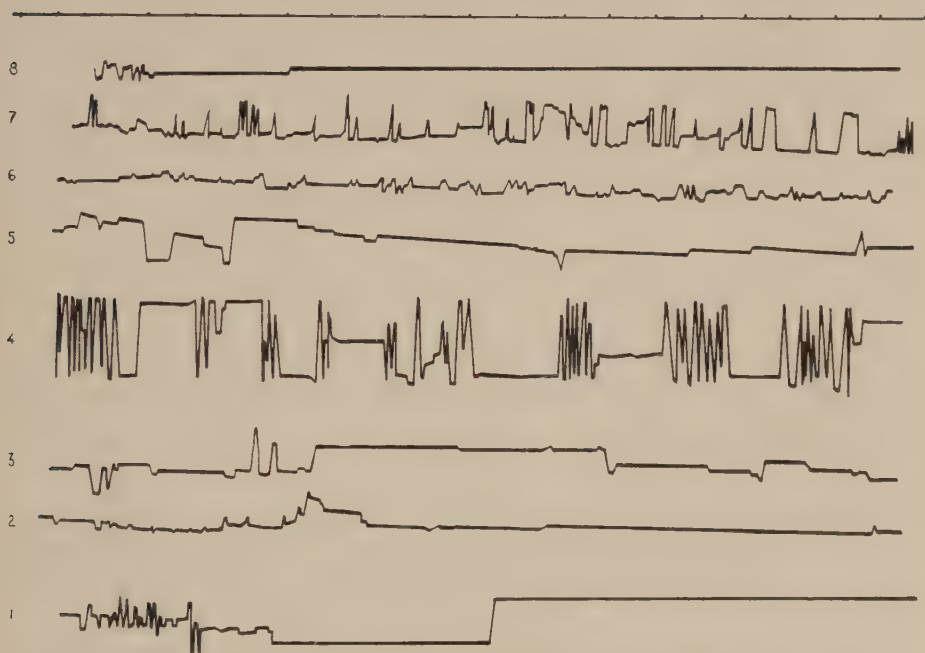


FIG. 8. — Actogrammes de *Speonomus diecki* mâle.

Echelle des temps : un intervalle = 1 heure. Explications dans le texte.

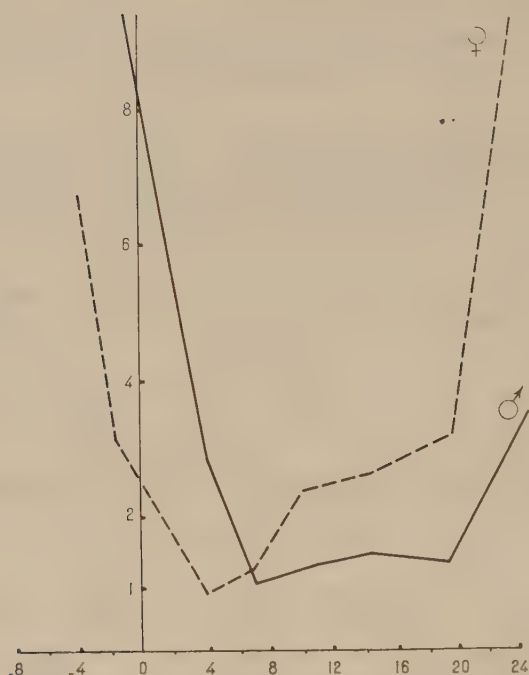
rature, ils donnent les variations du rapport $dmR/dmA = \text{durée moyenne d'une période de repos} / \text{durée moyenne d'une période d'activité}$, toutes les durées étant établies sur la moyenne de 5 actogrammes.

On voit que les courbes ont des formes homologues mais qu'elles sont bien distinctes.

Terminons en soulignant que l'échelle des températures compatibles avec la vie, relativement fermée, est décalée vers les températures basses (2).

(1) Mesures au curvimètre.

(2) $+25^{\circ}\text{C}$ est l'optimum thermique de beaucoup d'Insectes.

FIG. 9. — *Speonomus diecki* mâle et femelle.

Variations du rapport $\frac{dmR}{dmA}$. En abscisses : température. En ordonnées : rapport $\frac{dmR}{dmA}$. Explications dans le texte.

b) Développement. — Nous avons effectué des sondages sur l'influence d'une température de $16^{\circ} \text{C} \pm 1$ sur le développement embryonnaire et post-embryonnaire. Les résultats sont résumés dans le tableau VI.

On voit immédiatement que la tolérance thermique devient plus stricte chez les espèces les plus évoluées; le phénomène présente d'ailleurs un caractère de progressivité : à quelques exceptions près, on n'obtient même plus le développement de la larve. Conjointement, signalons l'apparition de caractères tératologiques, notamment sous la forme de soies aberrantes (multifides).

I. — EMBRYON ET NYMPHE. — Les valeurs du taux de réduction par rapport à $9^{\circ} \text{C} \pm 1$ (cf. tableaux VII et VIII, chap. IV) ne diffèrent pas avec le type de développement. La nymphe paraît plus sensible à l'élévation de la température.

II. — LARVE. — 1° *Durée totale.* — On observe deux classes de valeurs homogènes, selon la présence ou non d'une mue larvaire, l'effet de la température étant plus faible dans ce deuxième cas. Le dernier stade est le plus touché. La nutrition n'intervient pas.

TABLEAU VI. — DÉVELOPPEMENT

ESPÈCE	EMBRYON	LARVE							NYMPHE	
		Stade	Vie libre			Logette	Total Stade	Alimen- tation (total)		Total
			Avec alimen- tation	Sans alimen- tation	Total					
<i>Bathysciola schiödtei grandis</i>	30 (47)	1 2 3	9 (60) 6 (54) 5 (62)	0 (100) 0 (100) 12 (66)	9 (44) 6 (57) 17 (65)	5 (55) 6 (54) 15 (85)	14 (48) 12 (54) 32 (79)	20 (53)	58 (70)	26 (56)
<i>Speonomus delarouzei</i>	30 (41)	1 2	10 (41) 7 (46)	0 (inchangé) 10 (50)	10 (41) 17 (49)	6 (50) 24 (78)	16 (41) 40 (72)	17 (43)	56 (67)	26 (48)
<i>Diaprysius serullazi</i>	60 (48)	1 2	0 0	? 7 (42)	? 7 (42)	Pas de logette. 43 (69)	12 (57) 50 (70)	0	62 (70)	?
<i>Speonomus hydrophilus</i>	35 (47)	1	0	?	?	?	—	0	45 (55)	?
<i>Trogloedromus bucheti gaveti</i>	50 (47)	1	0	?	?	?	—	0	48 (53)	?
<i>Iserius serullazi</i>	72 (39)	Larves non viabiles.								
<i>Speonomus longicornis</i>	37 (47)									
<i>Antrocharis querilhaci</i>	50 (50)									

Entre parenthèses : pourcentage de réduction des durées par rapport à 9° C ± 1 (cf. TABLEAUX VII et VIII, chapitre IV).

Entre parenthèses : pourcentage de réduction des durées par rapport à 9° C $\pm$ 1 (cf. TABLEAUX VII et VIII, chapitre IV).

2° *Alimentation*. — Le coefficient de réduction est une fonction directe de la durée de la phase de nutrition. Le dernier stade reste toujours le plus affecté.

3° *Vie libre sans alimentation*. — Quand l'étape est brève, les valeurs deviennent nulles. L'action se fait d'autant plus sentir que la larve mange plus longtemps.

4° *Logette*. — Chez *Diaprysius serullazi*, la logette de mue disparaît. La réaction est nettement plus prononcée pour la période pré-nymphale.

En résumé, l'élévation de la température à $16^{\circ} \text{C} \pm 1$ exerce une action *différentielle*. Chez l'embryon, quelle que soit la nature de l'œuf, l'effet reste relativement faible. Chez la nymphe, il est plus fort. Chez la larve, la réaction devient maximale. Le stade le plus sensible est le dernier, la phase la plus affectée se rapportant à la période passée dans la logette de nymphose. Cette particularité révèle sans doute l'existence, à ce moment, de phénomènes métaboliques de nature différente, plus marqués encore chez les espèces qui s'alimentent.

Il semble qu'en se spécialisant, la larve du troglobie devienne sténotherme, et moins sensible aux effets des hautes températures sur la vitesse du développement.

En ce qui concerne les températures inférieures à 10°C , nous possédons quelques chiffres sur *Isereus colasi*. A $4^{\circ} \text{C} \pm 1$ le développement de l'embryon passe à 267 jours, celui de la larve à 190, et celui de la nymphe à 247, soit, respectivement, une augmentation de 128, 102, et 111 %, par rapport à $9^{\circ} \text{C} \pm 1$.

c) *Longévité*. — I. $16^{\circ} \text{C} \pm 1$. — Les espèces à cycle larvaire du type contracté supportent mal cette température; leur survie atteint difficilement un an. Les *Bathysciinae*, qui pondent des petits œufs comme *Bathysciola schiödtei grandis* et *Speonomus delarouzei*, voient leur longévité se réduire de moitié (par rapport à $9^{\circ} \text{C} \pm 1$).

II. $4^{\circ} \text{C} \pm 1$. — Nous possédons peu d'informations. Il semble que la longévité croisse, car sur un lot de 6 femelles d'*Isereus colasi*, la mortalité au bout d'un an restait nulle (au lieu de 30 % à $9^{\circ} \text{C} \pm 1$).

d) *Action sur les générations*. — On peut élever *Bathysciola schiödtei grandis* à $16^{\circ} \text{C} \pm 1$, mais vers la quatrième génération les élevages commencent à périliter. Tout en tenant compte des effets de la consanguinité, par comparaison avec les animaux laissés à $9^{\circ} \text{C} \pm 1$, cette température plus haute aurait, à terme, une influence défavorable.

Chez *Speonomus delarouzei*, l'action est plus nette : l'imago femelle, dont le développement s'est déroulé à $16^{\circ} \text{C} \pm 1$, pond des œufs abortifs.

G. — HYGROMÉTRIE

Nous pensons que c'est là un facteur d'une importance primordiale; sa maîtrise conditionne le succès de tout élevage. Malheureusement, les mesures voisines du point de saturation sont très délicates et nous n'avons pu étudier ce problème avec rigueur.

Tous les Coléoptères étudiés sont sténohygres, souvent très stricts dans leurs exigences (les *Leptodirus* par exemple, mais surtout les *Trechinæ*). Ce fait s'expliquerait par les conditions particulières du métabolisme de l'eau : l'atmosphère paraissant la source essentielle de cet élément. Corrélativement, ils possèdent une résistance très limitée à la dessiccation. Le faible développement du système trachéen suggère que les échanges se font au travers de la cuticule, particularité peu commune chez l'Insecte (WIGGLESWORTH, 1950). Ces raisons rendent compte également de leur sensibilité à la vitesse de la circulation de l'air (évaporation) (1).

Bien que vivant au voisinage de la saturation, ces espèces ne supportent pas longtemps une hygrométrie de 100 % ; les élevages ainsi conduits ont toujours échoué. En atmosphère saturée d'eau, il est possible que les échanges soient déséquilibrés. On conçoit l'extrême difficulté technique, même dans la Grotte-Laboratoire, à réussir un élevage. Le contrôle de l'humidité, à défaut d'appareil, reste du domaine de l'art; il exige une surveillance de tous les instants. A cet égard, l'œuf de certaines espèces (*Leptodirus*, *Aphænops*) est un indicateur très subtil : dans nos systèmes d'élevage, un déplacement minime (de l'ordre du millimètre), l'écartant d'une source d'humidité, peut être fatal.

H. — LUMIÈRE

Nous avons élevé à la lumière naturelle, en chambre froide, pendant 9 mois, des *Speonomus longicornis* et des *Antrocharis querilhaci* sous tous les états : œuf, larve, nymphe et imago. Ce séjour n'a pas laissé de trace visible, les individus ne différant des autres par aucun caractère morphologique ou biologique.

I. — SÉGRÉGATION DES ESPÈCES. ESSAIS DE CROISEMENTS

a) *Femelle Isereus colasi* × *mâle Isereus serullazi*. — Ces espèces voisines, mais géographiquement isolées (BONADONA, 1954), croisées comme indiqué, sont interfécondes. La femelle pond régulièrement et

(1) Pour R. JEANNEL (1926), l'hygrométrie et l'agitation de l'air sont les facteurs écologiques primordiaux.

nous avons obtenu un développement normal jusqu'à la nymphe. Celles-ci n'ont cependant pas donné d'imago, de sorte que nous ne pouvons guère préciser la nature exacte de ces hybrides (1). Ces expériences montrent que, malgré leur isolement et une nette différenciation morphologique, certaines espèces peuvent conserver d'étroites affinités physiologiques.

b) Femelle Isereus colasi × *mâle Cytodromus dapsoïdes*. — Ces essais de croisements entre genres de la même série furent toujours négatifs, malgré les copulations observées. La femelle pond un petit nombre d'œufs, à intervalles irréguliers, comme la femelle vierge.

(1) Néanmoins, l'expérience suivante laisse supposer leur fécondité. Une femelle d'*Isereus colasi*, récoltée dans la nature en août 1957, fut placée en élevage avec un mâle d'*Isereus serullazi*. Jusqu'au vingt-deuxième mois, elle n'a pondu, très régulièrement, que des œufs abortifs. Puis, brusquement, elle a donné de bons œufs. Or, une femelle provenant de ces derniers, accouplée à un mâle obtenu dans des conditions analogues (soit deux hybrides ?), a produit une descendance normale. Les expériences (chap. III) ayant montré qu'au bout de 12 mois les femelles d'*Isereus colasi* non accompagnées de mâle cessent de pondre des œufs fécondés, il semblerait qu'ici il y ait eu réinsémination par le mâle d'*Isereus serullazi*.

CHAPITRE III

REPRODUCTION

A. — DÉTERMINISME DE LA PONTE

Ce déterminisme est à caractère *immédiat*; le dépôt de l'œuf ne dépend pas du maintien de conditions durables : la femelle, transportée dans un autre milieu, est capable de pondre dès le lendemain de son transfert. La sécurité de l'œuf dépend toujours de la valeur de la corrélation entre le *paramètre significatif* et le milieu requis. Au laboratoire, on peut amener la dissociation de ces éléments qui, dans la nature, forment une structure fonctionnelle, et conduire l'Insecte à se tromper. Certains de nos dispositifs d'élevage, comme les supports en toile de nylon, permettent la ponte, mais l'œuf ne se développe pas (1). Bien que nous n'ayons pas encore dégagé d'une façon explicite les facteurs qui guident la femelle dans le choix des emplacements, notre analyse donne à penser que l'humidité et l'agitation de l'air sont déterminants. Une très légère modification de l'une d'entre elles amène le sujet à cesser de pondre, et ce d'une manière radicale; l'observateur non averti risque d'en être dérouté (2). Ces deux exigences fondamentales expliqueraient que, dans nos élevages en chambre froide, la femelle pondre sans discrimination, alors que, dans la Grotte, elle ne laisse probablement pas ainsi ses œufs exposés à nu sur la paroi. L'absence de discrimination au laboratoire résulterait de l'*uniformité* du microclimat favorable, réalisant ainsi une structure dont la forme *visuelle* et corrélative dans la nature — la fente ou niche — a disparu, tout en laissant intacte la forme écologique, la seule en jeu dans l'Univers de l'Insecte. Il faut souligner que la lumière, au moins entre certaines limites, n'inhibe pas la ponte. En effet, dans une chambre froide exposée au Nord et près de la fenêtre, des femelles de *Speonomus longicornis*, placées dans des cuvettes de plâtre fermées par une vitre noircie sur la moitié de sa surface, pondent sans différence significative autant d'œufs dans la partie éclairée que dans la zone obscure.

(1) L'air, tamisé par la toile, doit être suffisamment ralenti pour atteindre une vitesse inférieure au seuil critique, chez l'imago. Mais pour l'œuf, dont le chorion est extrêmement mince, le facteur temps d'exposition intervenant, la masse d'air brassée devient fatale. Si on enlève l'œuf très tôt, il se développe parfaitement dans les conditions habituelles.

(2) Dans certains systèmes d'élevage, il suffit que la cagette-support passe de la position verticale à la position horizontale pour que la ponte s'arrête immédiatement.

L'expérimentation (*Aphænops*, *Leptodirus*) prouve que la ponte est un acte soumis d'une manière impérative à une stimulation *externe*. L'œuf demeure bloqué dans l'oviducte jusqu'à la levée de l'inhibition interne, provoquée par la rencontre du stimulus approprié; sinon il est résorbé. Cette action astreignante du milieu externe demeure le plus souvent masquée par la faible marge qui existe entre les conditions d'élevage propres à l'imago et celles qui conviennent à la ponte. Dans

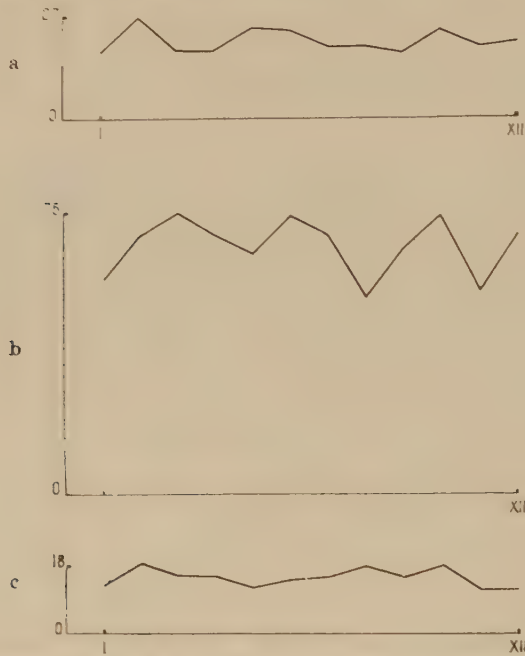
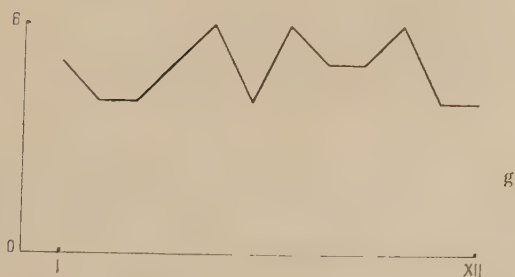
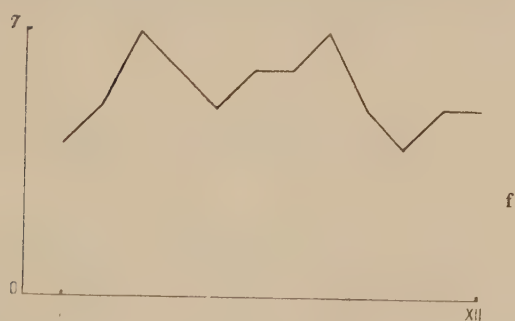
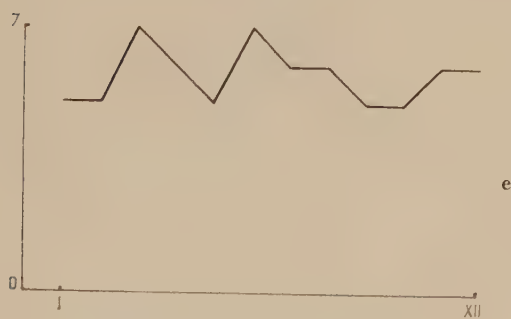
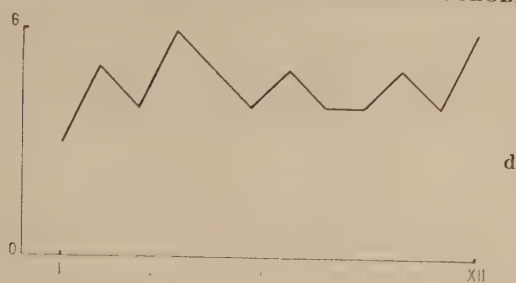


Fig. 10. — Distribution de la ponte sur une année. En ordonnées : nombre total d'œufs pour un mois. Elevage au laboratoire.

- a. *Bathysciola schiödtei grandis*, 2 femelles.
- b. *Speonomus delarouzei*, 6 femelles.
- c. *Speonomus infernus*, 3 femelles.
- d. *Diaprysius serullazi*, 3 femelles.
- e. *Isereus serullazi*, 5 femelles.
- f. *Isereus colasi*, 5 femelles.
- g. *Troglodromus bucheti gaveti*, 3 femelles.

une population de femelles, le caractère capricieux de la ponte semble ressortir à un phénomène banal de sélection et de statistique. En réalité quand on serre de très près les conditions d'élevage, on arrive à supprimer totalement la ponte (*Aphænops*).

L'exquise sensibilité au microclimat de nos troglobies explique leur indifférence *foncière* vis-à-vis du milieu pédologique. Elle n'est cependant pas apparente. Cela tient au fait que les matériaux jouent par leurs qualités physiques sur l'écoclimat. Le plâtre, le calcaire, par leur rôle tampon sur l'humidité, facilitent le contrôle de l'hygrométrie. L'argile, au contraire, exige de constantes corrections; mais convena-



blement traitée, elle donne des résultats analogues. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce qu'on puisse élever ces insectes en milieux artificiels (boîtes en matières plastiques, toiles de nylon).

B. — ACTION DU MÂLE

a) **Copulation.** — Elles se répètent fréquemment toute l'année, la femelle adulte ne présentant apparemment pas de période réfractaire. Sans manœuvres préliminaires, le mâle grimpe sur le dos de la femelle. Durant l'accouplement, il caresse de ses antennes celles de la compagne. L'acte est consommé en moins d'une demi-heure.

b) **Fécondité.** — Nous avons effectué quelques sondages sur *Isereus colasi* et *Troglodromus bucheti gaveti*.

— Il semble que les femelles vierges pondent fort peu et d'une manière irrégulière. Tous les œufs avortent.

— En l'absence de mâle, les œufs pondus au-delà du treizième mois ne se développent plus. En outre, vers le vingtième mois les femelles ont une ponte irrégulière et faible. Le sperme (1) posséderait ainsi une double action — sur l'œuf et sur la ponte — différenciée dans le temps, sa valeur fécondante diminuant beaucoup plus vite.

— Le mâle adulte peut féconder la femelle pratiquement jusqu'à sa mort.

C. — CARACTÈRES DE LA PONTE

a) **Maturité sexuelle.** — En se basant sur la date de la première ponte, chez les sujets d'élevage, on peut fixer aux environs de 4 mois le temps nécessaire à la femelle pour devenir adulte. Citons quelques valeurs moyennes : *Bathysciola schiödtei grandis*, *Troglodromus bucheti gaveti*, 3 mois; *Isereus colasi*, *Speonomus delarouzei*, 4 mois; *Antrocharis querilhaci*, *Speonomus longicornis*, 5 mois.

A 16° C, la maturité est plus rapide : 2 mois pour *Speonomus delarouzei*, 1 pour *Bathysciola schiödtei grandis*.

Nous ne possédons pas d'observations précises pour le mâle.

b) **Fécondité.** — La femelle semble capable de pondre jusqu'à sa mort. En tablant sur une longévité de 4 ans, la ponte totale serait de l'ordre de 60 œufs pour les espèces à cycle évolutif contracté, et pour les autres, de 500. Les chiffres maximums observés au laboratoire ont été de 31 œufs (*Troglodromus bucheti gaveti*) et 291 (*Speonomus delarouzei*).

(1) Les copulations entre genres différents (*Isereus colasi* × *Cytodromus dapsoides*) restent sans effet.

c) **Rythme de ponte.** — Le fait majeur est la disparition du cycle de ponte saisonnier chez les *Bathysciinæ* troglobies. Quel que soit le type d'œuf pondu, leur distribution se répartit d'une manière uniforme sur toute l'année (fig. 10 a, b, c, d, e, f, g). A titre de comparaison, nous donnons (fig. 11) la répartition des œufs chez un Catopine troglophile : *Choleva angustata*.

La ponte est réglée d'une manière cyclique, suivant un rythme d'origine interne. L'intervalle normal entre deux œufs consécutifs — ou période p — a valeur spécifique. Les œufs successivement pondus s'ordonnent suivant un multiple de la période: quand un œuf manque, l'intervalle égale $2 p$ (fig. 12, ♀♀ 6, 11, 12). La période varie peu chez les espèces

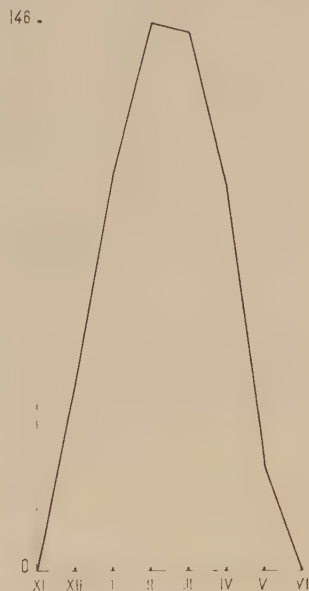


FIG. 11. — Répartition de la ponte sur 6 mois chez *Choleva angustata*, 2 femelles. En ordonnées : nombre total d'œufs pour un mois. Elevage au laboratoire.

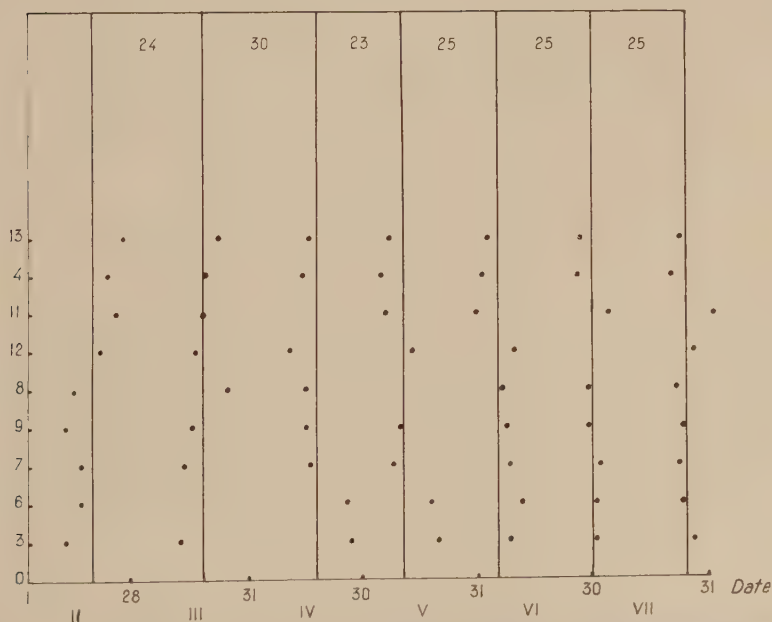


FIG. 12. — Pontes successives de 9 femelles d'*Iserius serullazi*. Les droites parallèles aux ordonnées représentent les dates moyennes. En haut figurent, en jours, les intervalles correspondants. En ordonnées : matricule de la femelle; • : œuf. Elevage au laboratoire.

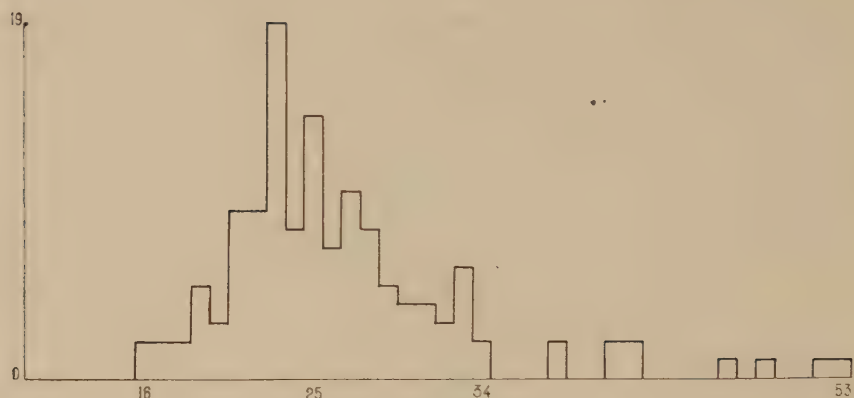


FIG. 13. — Histogramme des intervalles de pontes consécutives.
Isereus serullazi, 12 femelles.

En abscisses : intervalle, en jours. Elevage au laboratoire.

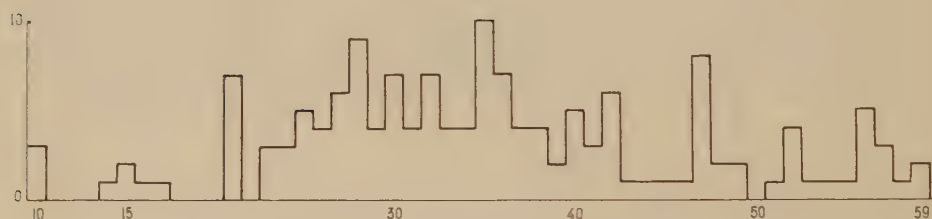


FIG. 14. — Histogramme des intervalles de pontes consécutives.
Cytodromus dapsoides, 10 femelles.

En abscisses : intervalle, en jours. Elevage au laboratoire.

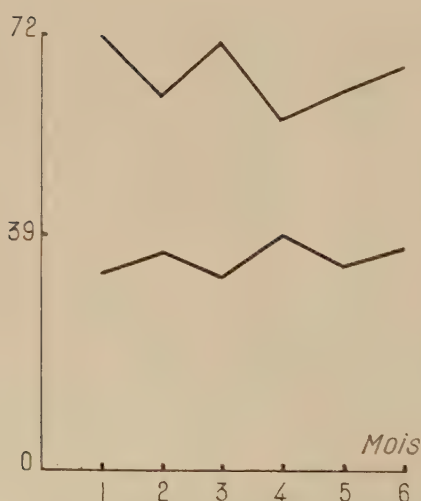


FIG. 15.

Rythme de ponte. *Bathysciola schiödtei grandis*, 3 femelles. En haut, à 16° C; en bas, à 10° C. En ordonnées : nombre total d'œufs pour un mois. Elevage au laboratoire.

à gros œufs. Sa valeur numérique peut se calculer avec précision dans le cas des espèces qui s'élèvent bien (fig. 12 et 13, *Isereus serullazi*). Chez les autres, où les valeurs sont très étalées (fig. 14, *Cytodromus dapsoides*), la période se déduit empiriquement des observations. On donnera, en jours, les chiffres approximatifs suivants : *Diaprysius serullazi*, 20; *Speonomus longicornis*, 26; *Sp. pyrenæus*, 27; *Sp. piochardi*, 24; *Antrocharis querilhaci*, 27; *Troglodromus bucheti gaveti*, 18; *Isereus serullazi*, 25; *Is. colasi*, 27; *Cytodromus dapsoides*, 30.

Les caractères de la ponte impliqueraient que l'œuf doive être émis rapidement (environ une dizaine de jours), ou être résorbé.

Chez les espèces à petits œufs, la cadence de ponte, beaucoup plus élevée — au moins une dizaine d'œufs par mois — ne nous permet pas d'en connaître la période.

Le rythme de ponte augmente avec la température. A 4° C, la période *p*, chez *Isereus colasi*, passe à 55 jours. A 16° C, la cadence mensuelle est presque 2 fois plus forte qu'à 9° C, chez *Bathysciola schiödtei grandis* (fig. 15); on a constaté que le nombre total d'œufs pondus restait le même.

D. — DONNÉES ANNEXES

a) Entrée en activité reproductrice des femelles récoltées dans la nature. — Quand on met en élevage les femelles capturées dans les grottes, la première ponte apparaît au bout d'un laps de temps variable, qui peut atteindre 1 an chez les sujets matures (fig. 16). La grande majorité cependant entre en activité dans les 8 premiers mois. Nous ignorons les causes de cette variation, mais la durée du transport et les manipulations subies ont une influence défavorable. Ainsi, la première ponte, chez les *Leptodirus hohenwarti* ramenés de Yougoslavie, fut observée 3 mois après la mise en élevage. Au contraire, les femelles rapidement installées peuvent pondre dès le premier mois.

b) Pourcentage des femelles pondeuses. — Les sujets ramassés dans la nature donnent, au laboratoire, des proportions très variables de femelles fécondes. Nous en donnons ci-dessous un échantillonnage : *Diaprysius serullazi* : 5/12, soit 42 % ; *Speonomus longicornis* : 42/65, soit 66 % ; *Antrocharis querilhaci* : 42/82, soit 51 % ; *Isereus serullazi* : 14/15, soit 93 % ; *Is. colasi* : 29/32, soit 91 % ; *Cytodromus dapsoides* : 39/81, soit 48 % ; *Leptodirus hohenwarti* : 9/19, soit 47 %. Pour les femelles nées au laboratoire, nous ne possédons qu'un lot de 7 *Isereus colasi* où toutes les femelles furent fécondes. Les causes de ces variations nous sont inconnues. Il est cependant évident que les conditions de l'élevage répondent plus ou moins exactement aux besoins des espèces : dans les cas extrêmes, seules peuvent pondre les femelles les moins exigeantes. Ceci expliquerait les forts pourcentages des *Isereus*, qui précisément, s'élèvent bien.

c) *Nutrition et fécondité.* — Des sondages effectués sur l'influence du jeûne chez les espèces à gros œufs — 9 *Speonomus longicornis* et 8 *Antrocharis querilhaci* — ont donné les résultats suivants : jusqu'à leur mort, dans le premier cas, 8 femelles ont pondu; dans le deuxième, 2 seulement; on a recueilli respectivement 10 et 2 œufs. Pour *Speo-*

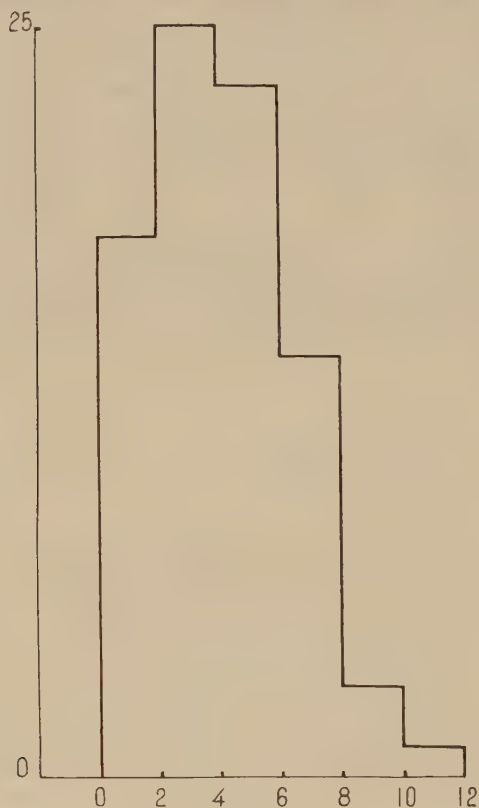


FIG. 16.

Entrée en activité reproductrice des femelles récoltées dans la nature. *Speonomus longicornis*, *Antrocharis querilhaci*; 84 femelles, jeunes de moins d'un an, éliminées. En abscisses : mois. En ordonnées : fréquence. Elevage au laboratoire.

nomus, 6 sujets ont pondu un seul œuf : 5 le premier mois suivant le début de l'expérience, 1 le deuxième; 2 ont pondu 2 œufs : un le premier et le second mois, l'autre le deuxième et le troisième. Pour *Antrocharis*, les œufs ont été pondus dans le premier et le deuxième mois. Ces expériences montrent que la fécondité reste étroitement tributaire de la nourriture accessible. Il semble que chez les *Bathysciinæ*, la rotation entre la formation et l'utilisation des réserves pour la vitellogenèse soit très rapide. La taille exceptionnelle des œufs expliquerait ces particularités.

CHAPITRE IV

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE. CYCLES ÉVOLUTIFS DES LARVES

A. — OBSERVATIONS

Nous avons rassemblé dans les tableaux VII et VIII les durées concernant certaines phases ou stades caractéristiques du développement. Les valeurs, exprimées en jours, donnent la moyenne et l'écart type, sauf quand le nombre des observations est très faible. L'échantillonnage se rapporte à des individus évoluant normalement. La température d'élevage est de $9^{\circ} \text{C} \pm 1$. Pour certaines espèces, il faut le souligner, elle ne correspond pas à celle de la grotte. Dans les Alpes, on trouve des températures très basses (4°C , *Isereus colasi*) ou basses (8°C , *Cytodromus dapsoïdes*, *Royerella tarissani*, *Isereus serullazi*); dans les Pyrénées, des températures moyennes (10°C , *Speonomus longicornis*, *Antrocharis querilhaci*); et, dans les Cévennes, des températures plus élevées (14°C , *Diaprysius serullazi*).

Les espèces (planche II) qui pondent des petits œufs, et dont les larves s'alimentent et muent, figurent au tableau VII; les autres qui pondent des œufs volumineux, et dont les larves ne s'alimentent plus, sont rassemblées dans le tableau VIII.

Dans le groupe des Brachyscapes, les données recueillies sont très fragmentaires. Nous savons seulement, par l'unique larve obtenue, que chez le *Leptodirus hohlenwarti*, qui pond des gros œufs, la vie embryonnaire dure 5 mois, qu'il y a au moins une mue et que la larve ne s'alimente pas auparavant (1). D'après V. DECU (1961), les genres de la série phylétique **Sophrochæta** Reitter, *Sophrochæta*, *Tismanella* et *Glosania* possèdent des œufs polyécithes, ce qui laisserait supposer l'existence d'un cycle évolutif d'un type *contracté* chez les larves.

(1) Nous renouvelons tous nos remerciements à M. le Professeur E. PRETNER pour son extrême obligeance.

TABLEAU VII. — ESPÈCES A PETITS ŒUFS

Espèce	Embryon	LARVE						Nombre
		Stade	Vie libre		Total	Logette	Total	Alimentation (total)
			Avec alimentation	Sans alimentation				
<i>Bathysciola schiödtei grandis</i>	56 ± 7,4	1 2 3	15,4 ± 3,2 12,7 ± 2,9 13,7 ± 3,9	0,9 ± 1,8 1,1 ± 2 34,6 ± 28,7	16 ± 3,3 13,8 ± 2,6 48,6 ± 28,4	10,7 ± 5,3 13,2 ± 3 102 ± 49,6	26,7 ± 3,9 26,4 ± 5,1 157 ± 31,4	41,6 ± 8,6
<i>Speonomus delarouzei</i>	51 ± 5,4	1 2	17,1 ± 2,9 13,5 ± 5,8	0 ± 0 19,6 ± 4,6	17,1 ± 2,9 32,9 ± 4	11,7 ± 4 107 ± 24,4	27,2 ± 3,6 143 ± 21,1	29,7 ± 4,5
<i>Speonomus infernus</i>	63 ± 6,9	1 2	20,3 ± 2,8 12,3 ± 1,6	0 ± 0 76 ± 29,2	20,3 ± 2,8 88 ± 27,7	10,7 ± 3,7 49,0 ± 18,8	29,6 ± 1,2 137 ± 10,3	32,6 ± 2,5
<i>Bathysciella jeanneli</i>	?	1 2	20 0	0 54	20 54	20 71	40 125	20

TABLEAU VIII. — ESPÈCES A GROS ŒUFS

Espèce	Embryon	LARVE				Nombre
		Stade	Vie libre	Logette		
				Total		
<i>Diaprysius serullazi</i>	116 ± 5,6	1 2	11,6 ± 4,9 12,5	17,5 ± 6,3 139 ± 16,2	27,6 ± 3,1 164 ± 31,5	? ?
<i>Speonomus longicornis</i> et autres espèces .	66 ± 12,8	1	6,8 ± 3,7	178 ± 13,4	184 ± 20,5	67 ± 8,4
<i>Antrocharis querihaci</i>	100 ± 13,9	1	6,8 ± 3,3	116 ± 16,2	124 ± 16,9	? ± 6,4
<i>Troglodromus bucheli gabetti</i>	94 ± 6,2	1	7,2 ± 4,7	81 ± 12,2	101 ± 14,5	108 ± 12,9
<i>Isercus colasi</i>	117 ± 14	1	7,1 ± 5	87 ± 12,1	94 ± 10,8	117 ± 19,6
<i>Isercus serullazi</i>	117 ± 1,8	1	8,0 ± 5,5	90 ± 12,2	99 ± 13,9	116 ± 19,6
<i>Rogierella tarissani</i>	119	1	1	117	118	? ± 8,4
<i>Cyldromus dapsoides</i>	134 ± 8,6	1	7,0 ± 5,8	116 ± 14,7	123 ± 15,7	? ± 8,4



PLANCHE II

Tailles respectives des imagos, des œufs et des larves des espèces à cycle larvaire classique (fig. 1 et 2), contracté et intermédiaire (fig. 3, 4 et 5).

FIG. 1. — *Bathysciola schiödtei grandis*. $\times 9$ environ.

FIG. 2. — *Speonomus delarouzei*. $\times 7,5$ environ.

FIG. 3. — *Speonomus longicornis*. $\times 5,6$ environ.

FIG. 4. — *Diaprysius serullazi*. $\times 6$ environ.

FIG. 5. — *Leptodirus hohenwarti*. Imago et œuf, $\times 3$ environ; larve, $\times 5,5$ environ.

TABLEAU IX. — TABLEAU COMPARATIF

ESPÈCE	EMBRYON	NOMBRE DE STADES	LARVE	$\frac{\% \text{ VIE LIBRE}}{\% \text{ TOTAL}}$	$\frac{\% \text{ ALIMENTATION}}{\% \text{ TOTAL}}$	NYMPHE	TOTAL POST- EMBRYON- NAIRE	TOTAL GÉNÉRAL (col. 1 + 7)
<i>Bathysciola schiödtei grandis</i>	56 ± 7,4	3	194 ± 23,6	40	21	59 ± 6,3	255 ± 48	311
<i>Speonomus delarouzei</i>	51 ± 5,4	2	167 ± 17,9	30	18	50 ± 5,6	218 ± 23	269
<i>Speonomus infernus</i>	63 ± 6,9	2	167 ± 9,7	60	19	74	234	297
<i>Bathysciella jeanneli</i>	?	2	165	45	12	?	?	?
<i>Diaprysius serullazi</i>	116 ± 5,6	2	188 ± 31,7	13	0	?	?	?
<i>Speonomus longicornis</i> et autres espèces	66 ± 12,8 100 ± 13,9	1 1	184 ± 20,5 124 ± 16,9	4 5,5	0 0	67 ± 8,4 ?	250 ± 24 ?	316 ?
<i>Antrocharis querilhaci</i>	94 ± 6,2	1	101 ± 14,5	7	0	108 ± 6,4	206 ± 18	300
<i>Troglodromus bucheti gaveti</i>	117 ± 14	1	94 ± 10,8	7	0	117 ± 12,9	221 ± 30	338
<i>Iserenus colasi</i>	117 ± 1,8	1	99 ± 13,9	8	0	116 ± 19,6	224 ± 21	341
<i>Iserenus serullazi</i>	119	1	118	1	0	?	?	?
<i>Royerella tarissani</i>	134 ± 8,6	1	123 ± 15,7	6	0	?	?	?
<i>Cytodromus dapsoïdes</i>								

B. — ANALYSE (tableau IX)

a) **Embryon.** — Le développement embryonnaire apparaît deux fois plus lent chez les espèces qui pondent des œufs riches en vitellus. Mais, si on examine le cas des *Speonomus*, on voit que cette richesse

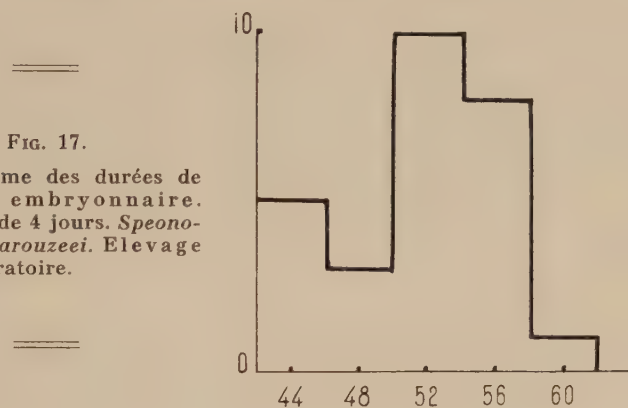


FIG. 17.

Histogramme des durées de la vie embryonnaire. Classes de 4 jours. *Speonomus delarouzei*. Elevage au laboratoire.

en matières de réserve ne peut être la cause d'une telle différence. En effet, les durées moyennes du développement, chez les espèces du genre qui donnent de gros œufs — *Sp. piochardi* (65), *stygius* (55), *curvipes* (60), *pyrenæus* (65), *abeillei* (55), *hydrophilus* (64) —, restent très

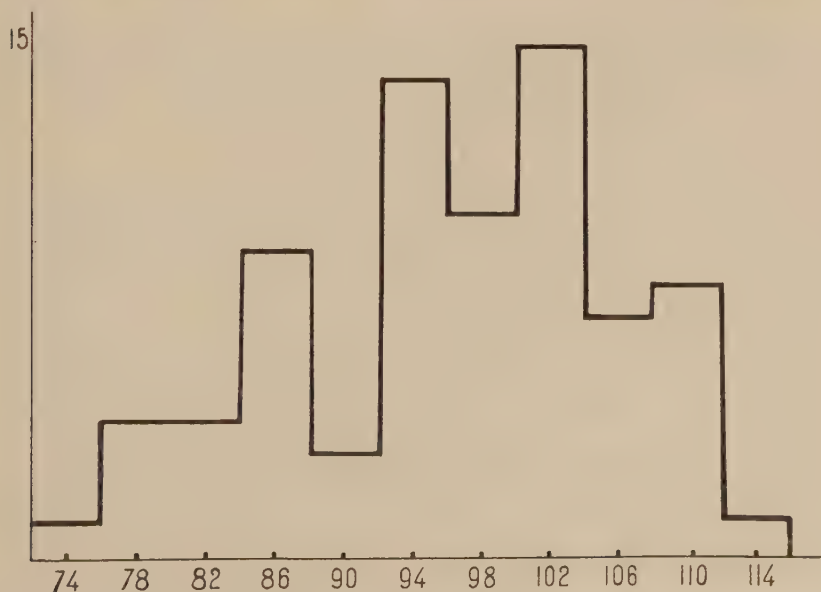


FIG. 18. — Histogramme des durées de la vie embryonnaire. Classes de 4 jours. *Antrocharis querilhaci*. Elevage au laboratoire.

voisines de celles des espèces à petits œufs. Ces valeurs se comparent d'ailleurs à la durée de l'embryogenèse chez une espèce à gros œufs — d'un sous-ordre tout différent —, l'*Aphænops cerbereus* Dieck.

L'échantillonnage sur l'année entière des temps de développement montre que leur distribution est unimodale, quelle que soit la taille de l'œuf (fig. 17 et 18) : il n'y a donc aucune variation saisonnière dans la qualité des œufs pondus.

b) *Larve*. — Chez les espèces étudiées, le nombre des stades reste inférieur à celui que l'on observe d'habitude chez les Coléoptères (4 stades). L'étude morphologique révèle que la régression commence par le dernier stade (1). Parallèlement, la durée du stade précédent celui qui disparaît, s'allonge, par report — généralement partiel — de

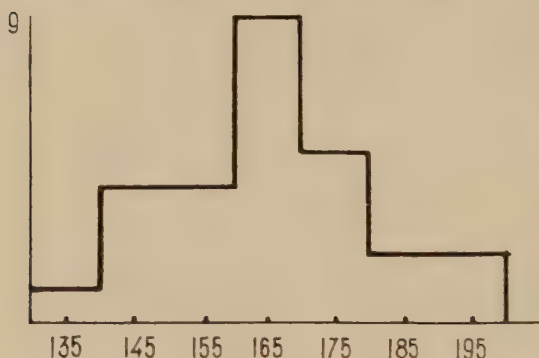


FIG. 19.

Histogramme des durées
de la vie larvaire.
Classes de 10 jours.
Speonomus delarouzei.
Elevage au laboratoire.

sa durée. La vie larvaire tendrait à décroître chez les espèces à gros œufs; sa valeur devient voisine des temps d'embryogénèse. Quand il y a plusieurs stades, on notera que les durées du premier — très homogènes — ne dépendent pas du type d'œuf pondu.

Particularité éthologique remarquable : les mues larvaires se passent toujours à l'intérieur de logettes, bâties par l'Insecte. En dehors de ces périodes, la larve mène une vie libre. Avec la diminution du nombre des stades, celle-ci décroît; à la limite — larve à seule mue nymphale — elle devient très brève.

Avant d'entrer en nymphose, la larve construit une logette apparemment identique à celle de mue. Chez les espèces à petits œufs, cette construction est plus tardive, même si on tient compte de la période d'alimentation.

La vie libre ne correspond pas nécessairement à la nutrition : elle existe chez des espèces qui ne s'alimentent pas, comme *Diaprysius serullazi* et *Leptodirus hohenwarti* (également chez *Aphænops cerberus* qui, toutefois, ne bâtit pas de logette).

(1) Soulignons que *Bathysciola schiödtei grandis* peut escamoter la deuxième mue et présenter ainsi deux stades seulement.

Dans les stades où la larve se nourrit, on note que les périodes d'alimentation ont des valeurs homogènes — les premières paraissant un peu plus longues. La suppression de toute nutrition au stade II chez *Bathysciella jeanneli* suggère que, dans l'évolution des *Bathysciinæ*, la réduction de la phase d'alimentation se fait brutalement et à partir

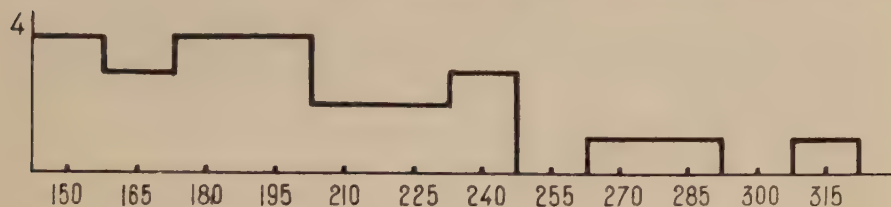


FIG. 20. — Histogramme des durées de la vie larvaire. Classes de 15 jours. *Speonomus longicornis*. Mâles. Elevage au laboratoire.

du dernier stade, sans report sur le précédent. Le cycle particulier du *Diaprysius serullazi* constituerait un cas limite, illustrant cette évolution régressive vers le type *Speonomus longicornis*, où la masse de vitellus contenue dans l'œuf suffit à assurer le développement.

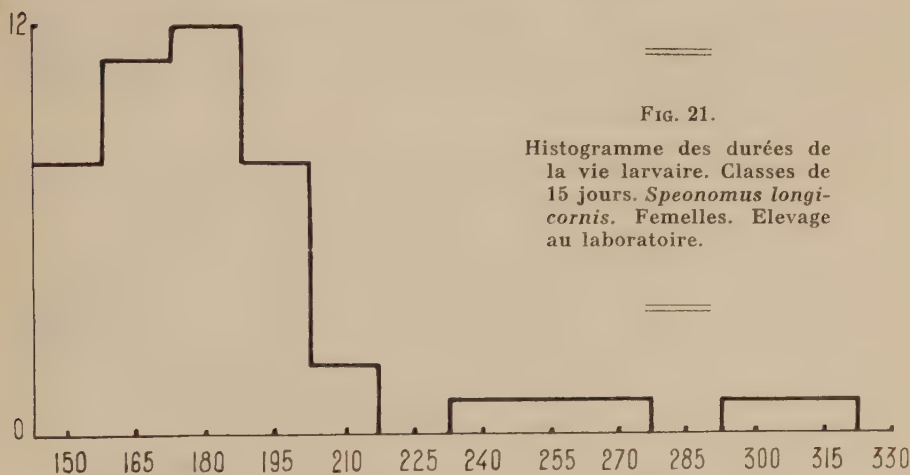


FIG. 21.

Histogramme des durées de la vie larvaire. Classes de 15 jours. *Speonomus longicornis*. Femelles. Elevage au laboratoire.

Comme pour l'embryogenèse, on n'observe aucune variation saisonnière dans la qualité des larves (fig. 19, 20 et 21).

Le sexe n'intervient pas dans la durée du développement (fig. 20 et 21).

c) *Nymphe*. — Dans l'ensemble, les nymphes des espèces à gros œufs évoluent plus lentement. On ne décèle pas de variations saisonnières (fig. 22).

d) *Durée totale du développement.* — Elles ne diffèrent pas beaucoup selon le cycle évolutif. On remarque, qu'à part la série des *Speo-*

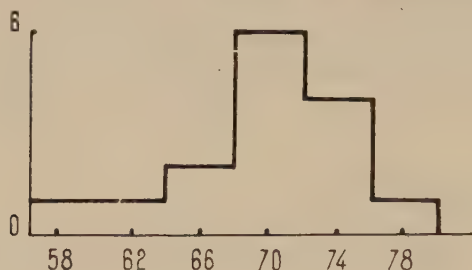


FIG. 22.
Histogramme des durées de la vie nymphale. Classes de 4 jours. *Speonomus longicornis*. Elevage au laboratoire.

nomus, les espèces à gros œufs tendent à une égalisation des temps passés sous chacun des trois états : œuf, larve et nymphe. Les espèces à petits œufs auraient une vie larvaire plus longue.

C. — CYCLES ÉVOLUTIFS

Le cycle évolutif larvaire des *Bathysciinæ* subit de profondes modifications, qui l'éloignent des Coléoptères épigés. En allant des espèces les moins évoluées vers les plus marquées par la vie cavernicole nous reconnaissons trois types :

a) *Cycle classique* (*Bathysciola schiödtei grandis*; *Speonomus delarouzei*, *infernus*; *Bathysciella jeanneli*). — La larve qui naît d'un petit œuf s'alimente et mue. Le nombre des stades atteint encore trois chez *Bathysciola schiödtei grandis*, mais, plus généralement, il se réduit à deux. La larve passe à peu près la moitié de son existence dans des logettes (de mue et de nymphose). La période pendant laquelle elle s'alimente ne représente que la moitié du temps de vie libre. Chez *Bathysciella jeanneli*, cas extrême, elle tombe au quart, et la larve ne prend plus aucune nourriture après la mue.

b) *Cycle intermédiaire* (*Diaprysius serullazi*; *Leptodirus hohewarti* ?). — La larve naît d'un œuf volumineux. Elle mue encore, mais la phase alimentaire disparaît. Sa vie libre est courte.

c) *Cycle contracté* (*Speonomus longicornis*, *piochardi*, *stygius*, *curvipes*, *pyrenæus*, *abeillei*, *hydrophilus*; *Antrocharis querilhaci*; *Troglo-dromus bucheti gaveti*; *Isereus serullazi* et *colasi*; *Royerella tarissani*; *Cytodromus dapsoides*). — La larve, qui provient toujours d'un très gros œuf, n'a plus qu'un stade. Elle ne se nourrit pas, et passe pratiquement toute son existence dans la logette de nymphose.

On soulignera qu'il n'y a pas de coïncidence stricte entre le cycle

évolutif et l'appartenance à un type morphologique larvaire (chap. V). Si toutes les larves à cycle classique ont une morphologie classique, il n'en va plus de même pour les espèces à cycle contracté : ainsi, *Troglo-dromus bucheti gaveti*, *Iserius serullazi* et *colasi*, *Royerella tarissani*, se rapprochent beaucoup plus du *Speonomus delarouzei* que du *Speonomus longicornis*.

En outre, certaines discordances existent entre le degré d'évolution des caractères biologiques des larves et celui des caractères morphologiques des imagos (*Speonomus longicornis*, *Leptodirus hohenwarti* ?).

CONCLUSIONS

Le phénomène fondamental qui se dégage de cette étude est la contraction du cycle évolutif chez la larve. Elle se traduit par la réduction :

1° Du nombre des stades, déjà visible chez *Bathysciola schiödtei grandis*, espèce encore muscicole, bien que trouvée fréquemment à l'intérieur des grottes. La régression se fait par suppression des derniers stades. A la limite seule subsiste la mue nymphale.

2° De son activité : la larve *Bathysciinæ* évoluée passe pratiquement toute son existence dans une logette. Elle ne joue plus qu'un rôle insignifiant dans la dispersion de l'espèce.

3° De la phase d'alimentation. La fonction anabolique disparaît.

Toute cette contraction du cycle évolutif est conditionnée par l'élaboration d'un œuf volumineux, extrêmement riche en vitellus.

On remarque également :

1° L'absence de cycle saisonnier.

2° La lenteur du développement, quelle que soit la taille de l'œuf. Les Insectes épigés à générations continues évoluent beaucoup plus rapidement.

3° Chez les espèces à cycle contracté autres que *Speonomus longicornis*, l'égale durée des trois états : œuf, larve, nymphe.

4° La logette de mue, caractère toutefois lié à la famille, car nous ne l'avons pas retrouvée chez les *Trechinæ*.

5° La variabilité des types de développement à l'intérieur d'un même genre (*Speonomus*). Phénomène peut-être corrélatif, les espèces à gros œufs du genre se placent un peu à part.

CHAPITRE V

MORPHOLOGIE ET SYSTÉMATIQUE DES LARVES ET DES NYMPHES

A. — LARVES

a) Morphologie.

HISTORIQUE. — La première description des larves *Bathysciinæ* remonte à WEBER : *Hohenwartia freyeri* Mill. (ou *robici* Ganglb.) 1899, et trois ans plus tard, *Speonesiotes paganettii* Ganglb. Auparavant, avaient été simplement signalés : *Astagobius angustatus* Schm. (?) (JOSEPH, 1872), *Speonomus delarouzei* Fairm. (MAYET, 1876) et *Troglodromus bucheti* S. C. D. (?) (SAINTE CLAIRE DEVILLE, 1902).

En 1906, P. DE PEYERIMOFF décrit *Bathysciola aubei-foveicollis* Peyer. et *Parabathyscia spagnoloi* Fairm. R. JEANNEL fait ensuite connaître : *Bathysciola schiödtei grandis* Fairm. (1908); *Speonomus delarouzei* Fairm. et *infernus* Dieck (1909); *Bathysciola linderi* Ab. et *linderi mialezensis* Ab., *Speocharis sharpi* Escal. (ou *arcanus* Schauf.), *Breuilia triangulum* Scharp. (1911); *Speonomus oberthuri* Jeann. et *mazarredoi* Utr., *Speonomus bourgoini* Jeann. et *sioberi* Coiff. (1947).

Enfin, comme autres larves *Bathysciinæ* décrites, il faut citer : *Neobathyscia antrorum* Dod., *roboretana* Müll. et *fabiani* Dod., par BRASAVOLA DE MASSA (1931); *Parabathyscia doderoi* Fairm., par MENOZZI (1939); *Parabathyscia tigullina* Bin., par FRANCISCOLO (1948) et, par le même auteur, *Bathysciola pumilio* Reitt. (1950), *Parabathyscia tigullina, doderoi, ligurica* Reitt. et *spagnoloi* Fairm. (1953); enfin, *Bathysciola sisernica* Cerr. Patr. et *georgii* Cerr. Patr., par CERRUTI (1955). Signalons, en outre, que R. PAULIAN (1941) a revu certaines espèces.

I. — GROUPE DES EURYSCAPES (*Division I*)

On peut classer les larves selon deux types fondamentaux, bien définis, entre lesquels se placent des formes intermédiaires. Le premier, considéré comme *classique*, sera représenté par le *Speonomus delarouzei*. Le second, par cela même qu'on ne le rencontre que chez les espèces à cycle évolutif *contracté*, sera nommé *évolué*. Le *Speonomus longicornis* en formera le type.

1° Type classique.

1° Description de la larve du *Speonomus delarouzei delarouzei* Fairm. — Donnée par JEANNEL (1909), mais sans distinction de stade. Nous la détaillerons et la compléterons (Pl. III à VI).

Généralités. — Taille : 2,5 à 3 mm.

Larve campodéiforme, allongée, à tête relativement grosse. Corps progressivement effilé vers l'anus. Dernier segment abdominal portant

deux longs cerques; pseudopode anal rétractile. Pattes assez courtes. Corps hérissé de longues soies simples et composées (1); formations chitineuses variées (cf. JEANNEL). Coloration blanchâtre; téguments minces, peu sclérotisés, à l'exception des mandibules et des ongles. Signalons des taches pigmentaires paires sur chacun des segments thoraciques et abdominaux.

La Tête, arrondie, est légèrement plus grande que le prothorax. Pièces buccales peu saillantes. Antennes courtes. Pas d'yeux ni d'ocelles. L'épicrâne présente sur ses faces latérales des écailles imbriquées, disposées régulièrement sur plusieurs rangées.

Sutures : épicroâniale brève; frontales longues et bisinuées, dessinant un V largement ouvert. Pas de cou; joues très élargies.

Sur la face ventrale du crâne, unissant les deux processus médians de l'hypostome, nous remarquons un élément structural pair dont les faces internes, en forme de pavillons ciliés, semblent unies par une liaison souple (Pl. XI, fig. 11). Il représenterait le *pont hypopharyngien* de FRANCISCOLO.

STADE I. — *Les antennes* sont insérées au fond d'une cupule membraneuse, au bord latéral de l'épicrâne, près de l'articulation mandibulaire. Elles comprennent 3 articles. Le premier, cylindrique, porte des fossettes sensorielles : 2 dorsales et 2 ventrales. Sa région postéro-dorsale est fortement pubescente.

Le deuxième article, deux fois plus long que le premier, élargi dans sa moitié distale, présente sur sa face ventrale 2 styles : l'un, court, cylindrique et incolore; l'autre, pigmenté, d'abord épais puis s'effilant, aussi long que les soies. Celles-ci sont au nombre de 3 : 2 dorsales et 1 ventrale. Sur la face interne de l'article s'insère un organe conique à large base : c'est la *vésicule hyaline* ou *lobe membraneux* de JEANNEL.

Le troisième article, en forme de cône, est le plus petit. Il porte à l'apex 2 styles spiniformes, courts et hyalins; le plus long est émoussé, l'autre aigu. Latéro-ventralement on observe un troisième style, pigmenté, semblable à celui de l'article II. Une bande de pigment ceinture la base de l'article. Notons 3 macrochètes, un dorsal, et 2 ventraux accompagnés sur la marge interne d'une petite soie.

Le labre est articulé, transverse, les angles arrondis; sa marge antérieure, régulièrement convexe et légèrement denticulée, est saillante dans sa partie médiane. Nous établissons comme suit la formule chéto-taxique :

3 paires de soies marginales dorsales	<i>smd</i>
3 paires de soies marginales ventrales	<i>smv</i>
1 paire de soies (sensilles coniques) dorsales.....	<i>scd</i>
1 paire de soies (sensilles coniques) ventrales.....	<i>scv</i>
1 paire de soies médianes submarginales dorsales.....	<i>smsd</i>
1 paire de soies médianes latérales dorsales	<i>smdl</i>

(1) Cupuliformes (JEANNEL, PAULIAN, etc.).

Soit 8 paires de grands macrochètes simples et 2 paires de soies courtes et épaisses (sensilles coniques de FRANCISCOLO).

Une paire de pores dorsaux accompagne les soies médianes latérales dorsales.

L'insertion, l'écartement et la taille des sensilles coniques permettent de différencier les espèces. De même, la première paire de soies marginales ventrales joue un rôle important dans la systématique.

Chez *Speonomus delarouzei*, les sensilles coniques dorsales sont hautes : elles débordent le labre sur presque toute leur longueur. Les sensilles coniques ventrales sont, par contre, invisibles. Les soies marginales ventrales I sont à peine plus courtes que les II et III, elles-mêmes plus courtes que les dorsales. Les médianes latérales dorsales sont fortes. On observe sur l'épipharynx un grand nombre de papilles, cônes sensoriels et épines. On peut y distinguer un gros massif médian d'épines et de fines soies; en avant, une rangée transverse de 12 à 13 pores ou papilles sensorielles (ce nombre semble un caractère systématique) et 2 rangées latérales de 2 à 3 pores. Enfin, sur les côtés, on note 2 massifs formés de soies et d'épines, en rangs parallèles et transverses.

Les mandibules, du type *polyphaga*, ont une *mola* bien différenciée, plissée, et une pointe aiguë mais robuste.

Elles sont dissymétriques. La pointe, très arquée, élargie à sa base, présente 3 crénelures à la mandibule droite, 2 à la gauche. La dent accessoire s'implante à la naissance des crénelures. La mola porte des dents bien différenciées, régulièrement dessinées, au nombre de 10 à 11 à la mandibule droite, de 9 à 10 à la gauche; ces dernières, plus courtes et irrégulières, sont surmontées de 2 à 3 fins denticules.

Sur les deux faces, des striations subrectilignes ou ondulées délimitent une région rectangulaire, moins sclérotisée. Elles sont formées

PLANCHE III

Speonomus delarouzei delarouzei. Stade I.

FIG. 1. — Larve *in toto*. Face dorsale.

FIG. 2. — Antenne gauche. Face dorsale. $\times 191$. *b. p.*, bande pigmentaire; *po.*, pores; *s.*, soie; *st. a.*, styles apicaux; *st. i.*, style incolore; *st. p.*, styles pigmentés; *v. h.*, vésicule hyaline.

FIG. 3. — Labre. Face dorsale. $\times 290$. *p. (r. l.)*, pores des rangées latérales; *p. (r. t.)*, pores de la rangée transverse; *s. c. d.*, sensilles coniques dorsales; *s. c. v.*, sensilles coniques ventrales; *s. m. d. I, II et III*, soies marginales dorsales I, II et III; *s. m. v. I, II et III*, soies marginales ventrales I, II et III; *s. m. l. d.*, soies médianes latérales dorsales; *s. m. s. d.*, soies médianes submarginales dorsales.

FIG. 4. — Mandibule droite. Face ventrale.

FIG. 4'. — Mandibule gauche. Face dorsale. $\times 191$. *c.*, crénelure; *c. m. v.*, condyle mandibulaire ventral; *d. a.*, dent accessoire; *d. p. (= d. t.)*, dent principale ou dent terminale; *d. m.*, dents molaires; *f. s.*, fossette sensorielle; *m.*, mola; *po.*, pores; *pr.*, prostheca; *p. t.*, plis transverses; *r.*, rétina; *s.*, soies.

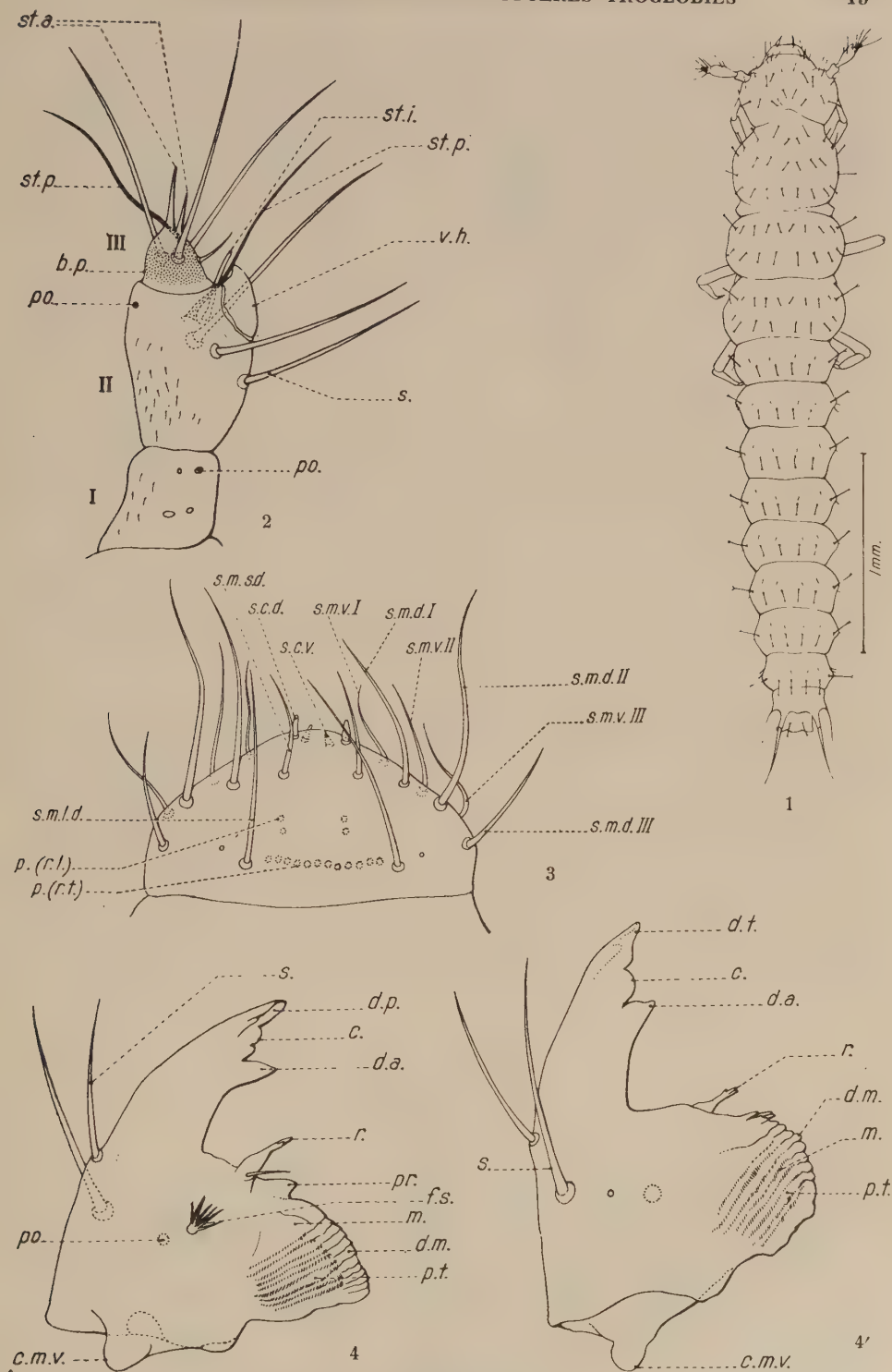


PLANCHE III

de cils et épines disposés sur plusieurs rangs (8 à 10 plis transverses). Chaque mandibule possède un *réтинacle* membraneux, bifide à la mandibule droite, trifide à la mandibule gauche. La face dorsale, externe, est couverte de nombreux et petits tubercules; elle porte en outre 2 grandes soies et 2 pores. Une fine et longue épine est implantée à la base du réтинacle de la mandibule droite qui présente, de plus, une forte dent (*protheca*). Sur la face ventrale de chaque mandibule, on note un massif épineux émergeant d'une fossette.

Les maxilles du type catopidien (PAULIAN, 1940) se composent d'une pièce basilaire — le *cardo* — distincte, subtrapézoïdale, portant à sa face ventrale une soie et du *stipe*, large, aplati et inarticulé, dont l'apex est grêle, bilobé.

Le lobe interne ou *lacinia*, falciforme, porte sur son bord masticateur 4 fortes dents régulièrement espacées, la dernière encadrée par 2 petites soies. On distingue, plus près de la base, nettement isolée, une soie basale aiguë. Des épines disposées en rangées régulières couvrent la face dorsale du stipe, dans sa région aplatie et élargie; 5 grands macrochètes ornent la face ventrale.

Le lobe externe, ou *galea*, surmonte la lacinia sur la face ventrale; c'est un étroit fourreau, coiffé d'une épaisse frange de soies fines et hautes, enveloppant 2 organes sensoriels, l'un conique, l'autre claviforme.

Le *palpe maxillaire* comprend trois articles :

Le premier, deux fois aussi long que large, une fois et demie plus long que le deuxième, présente sur sa face ventrale une fossette sensorielle, tandis que sa face dorsale est hérissée d'une série d'épines, semblables à celles qui couvrent le bord masticateur du stipe.

L'article II, le plus petit, possède 2 soies — une dorsale, marginale externe, une ventrale, interne — et 2 fossettes sensorielles.

L'article III, égal aux deux premiers réunis, plus mince, porte à sa base, dorsalement, un *organe digitiforme*, hyalin (*organe en massue* de JEANNEL) et, au sommet, des organes sensoriels en forme de bâtonnets.

PLANCHE IV

Speonomus delarouzei delarouzei. Stade I.

FIG. 5. — *Maxille gauche*. Face dorsale. $\times 191$.

FIG. 5'. — *Galea et lacinia*. Détail. $\times 323$.

FIG. 5''. — Détail de la *galea*. $\times 547$.

C., cardo; S., stipe; G., galea; L., lacinia; P., palpe; d. I à IV, dents de la lacinia I à IV; e., épines; fr., frange de la galea; o., organes sensoriels; o. d., organe digitiforme; s., soie; s. b., soie basale.

FIG. 6. — *Labium*. Face ventrale. $\times 191$. Gm., gulamentum; m., mentum; Pm., prementum; P., palpe; L., ligule; pg., paraglosses; po., pore; s., soie.

FIG. 7. — *Cerque droit*. Face dorsale. $\times 174$.

FIG. 8. — *IX^e segment abdominal et pygopode*. Face dorsale. $\times 82$. c., cerque; py., pygopode.

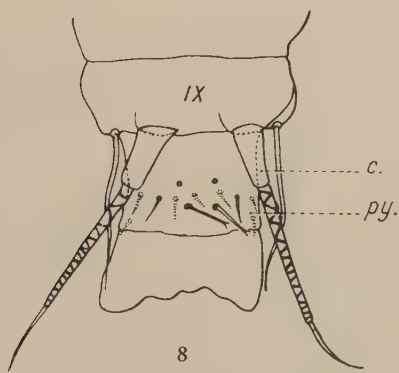
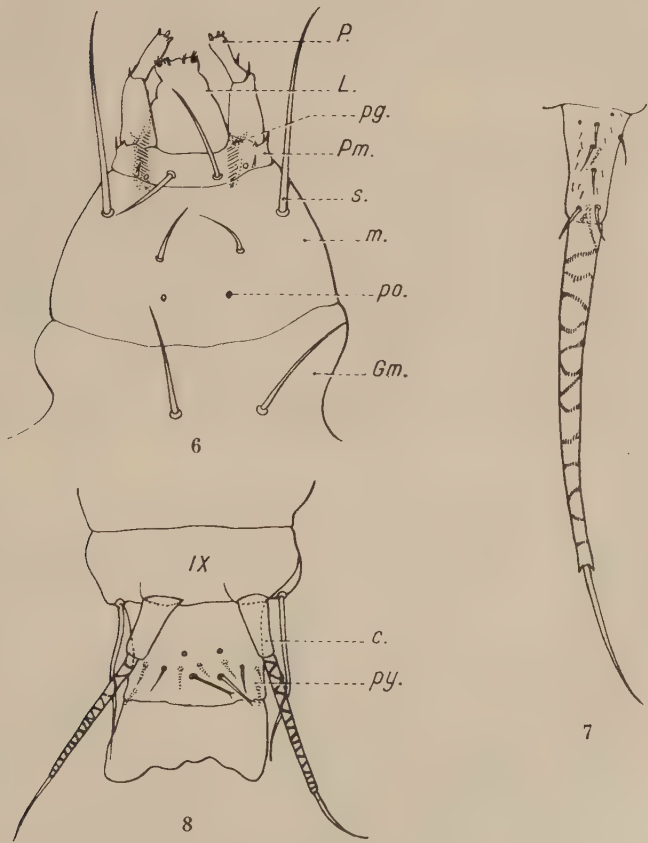
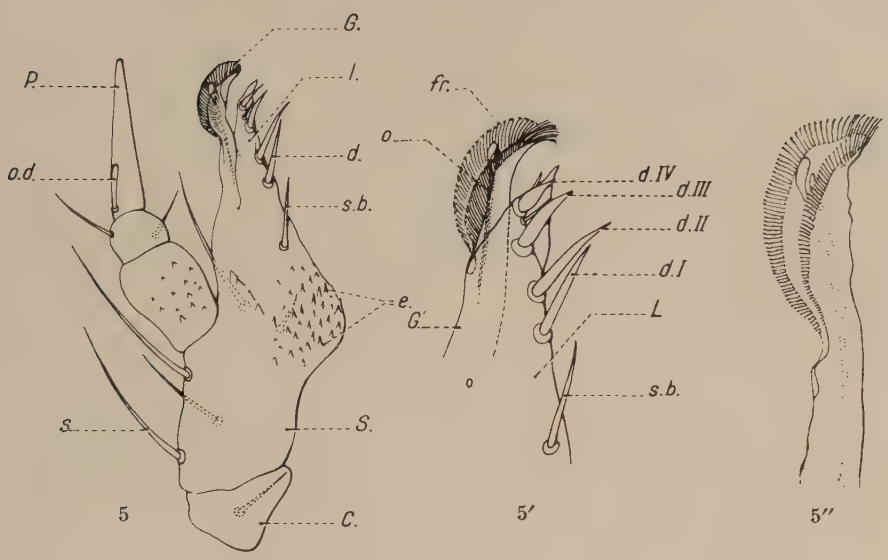


PLANCHE IV

Le *labium* se compose d'une pièce basale (*gulantum* de FRANCISCOLO), du *mentum* et du *prementum*.

Le *gulantum* possède 2 macrochètes.

Le *mentum*, trapézoïdal, arrondi à sa base, présente à sa face ventrale 2 paires de soies et une paire de pores, symétriquement disposés de chaque côté de la ligne médiane.

Le *prementum*, étroit, rectangulaire, porte la *ligula* et les *palpes labiaux*. Il s'orne ventralement de 2 grands macrochètes médians, 2 petites soies et 2 pores latéraux. La *ligula*, épaisse à la base, est finement ciliée au sommet. Une épine s'insère sur chacun de ses bords. Elle montre dorsalement, dans une large échancrure en entonnoir, une série de sensilles digitiformes. Les *palpes labiaux*, biarticulés, dépassent légèrement la *ligula*. Ils présentent, à la base de chaque article, une couronne de petites soies fixes et, à l'apex, des bâtonnets sensoriels. Deux pièces symétriques, en forme de languettes finement ciliées sur leur marge interne, sont très nettement visibles à la base de la *ligula*, vers la partie antérieure de l'hypopharynx. D'après les travaux de MENOZZI (1939), PAULIAN (1941), JEANNEL (1949), FRANCISCOLO (1953), ce sont les *paraglosses*. Contrairement à l'opinion ancienne (SCHIÖDTE, 1862; PEYERIMOFF, 1906; JEANNEL, 1911) qui niait leur existence. Sur la face pharyngienne du *labium*, l'hypopharynx est hérissé d'épines et de papilles.

En ce qui concerne le reste du corps, signalons les *cerques* (*urogomphes*), longs appendices biarticulés, dépassant le pygopode d'un tiers de sa longueur. Le premier article, court, est délicatement cilié; il possède : 3 soies distales, 2 dorsales et une ventrale; 4 médianes, 3 dorsales et une ventrale; une marginale ventrale et 4 pores dorsaux, 2 à chaque extrémité. Le deuxième article est 3 fois et demie plus long; il s'orne d'une ciliature lâche et hélicoïdale. Son extrémité distale porte un fort macrochète, aussi long que l'article I.

La *Chétotaxie* générale (crâne, thorax et abdomen) est donnée dans le tableau X.

STADE II. — Morphologiquement très voisin. Taille : 3,5 à 4 mm.

Les différences entre les deux stades portent essentiellement sur la chétotaxie, sur certains détails de forme et sur la taille relative des articles antennaires et des pièces buccales.

Les *antennes* sont moins épaisses. Sur la marge interne de l'article I apparaissent 2 courtes soies, une ventrale et une dorsale. Le deuxième article s'allonge; il devient piriforme. La vésicule hyaline est plus petite, le mucron accentué. On note 2 nouvelles soies basales, une ventrale et une dorsale ainsi qu'un troisième style bref, aigu et incolore. Sur l'article III, la bande pigmentaire disparaît.

Le *labre* est moins saillant. Les sensilles coniques ont grandi : les ventrales demeurent cachées sous le bord du labre; les dorsales le

TABLEAU X. — CHÉTOTAXIE

Speonomus delarouzei delarouzei (Stades I et II).

CRANE						
	STADE I				STADE II	
<i>Face dorsale.</i>						
Soies composées	7				7	
Soies simples	6				6	
Cils latéraux	0				13	
Cils médians impairs	0				4	
<i>Face ventrale.</i>						
Soies composées	0				0	
Soies simples :						
submarginales	2				2	
marginales antérieures	1				1	
marginales postérieures	1				1	
médianes	1				1	
postérieures	3				3	

THORAX						
Sgts Stades	PRO		MESO		META	
	I	II	I	II	I	II
<i>Face dorsale.</i>						
Soies composées :						
antérieures	4	4	4	4	4	4
médianes	3	3	0	0	0	0
latérales	2	2 + 1	1	1	1	1
basales	4	4	4	4	4	4
Soies simples ou composées (1) :						
antérieures	0	10	0	8	0	6
postérieures	0	9	0	5	0	6
<i>Face ventrale.</i>						
Soies composées	0	0	0	0	0	0
Soies simples :						
antérieures	2	2	0	0	0	0
médianes centrales	2	2 + 1 (soie impaire)	1	1	1	1
médianes latérales	4	4	7	7	8	8
basales	6	6	0	0	0	0

ABDOMEN						
Sgts Stades	1-8		9			
	I	II	I	II		
<i>Face dorsale.</i>						
Soies composées	3 + 3	3 + 3	0	0		
Soies simples	2	8 à 10 + 2	0	5		
Sgts	1		2-4		5-8	
Stades	I	II	I	II	I	II
<i>Face ventrale.</i>						
Soies composées	1	2	2	2	0	1
Soies simples	4	7 + 1	6	5	8	14
					8	11

N. B. — Dans tous les tableaux, sans autre indication, les chiffres se rapportent aux soies ou cils pairs.

(1) Les nombres sont sujets à de légères variations.

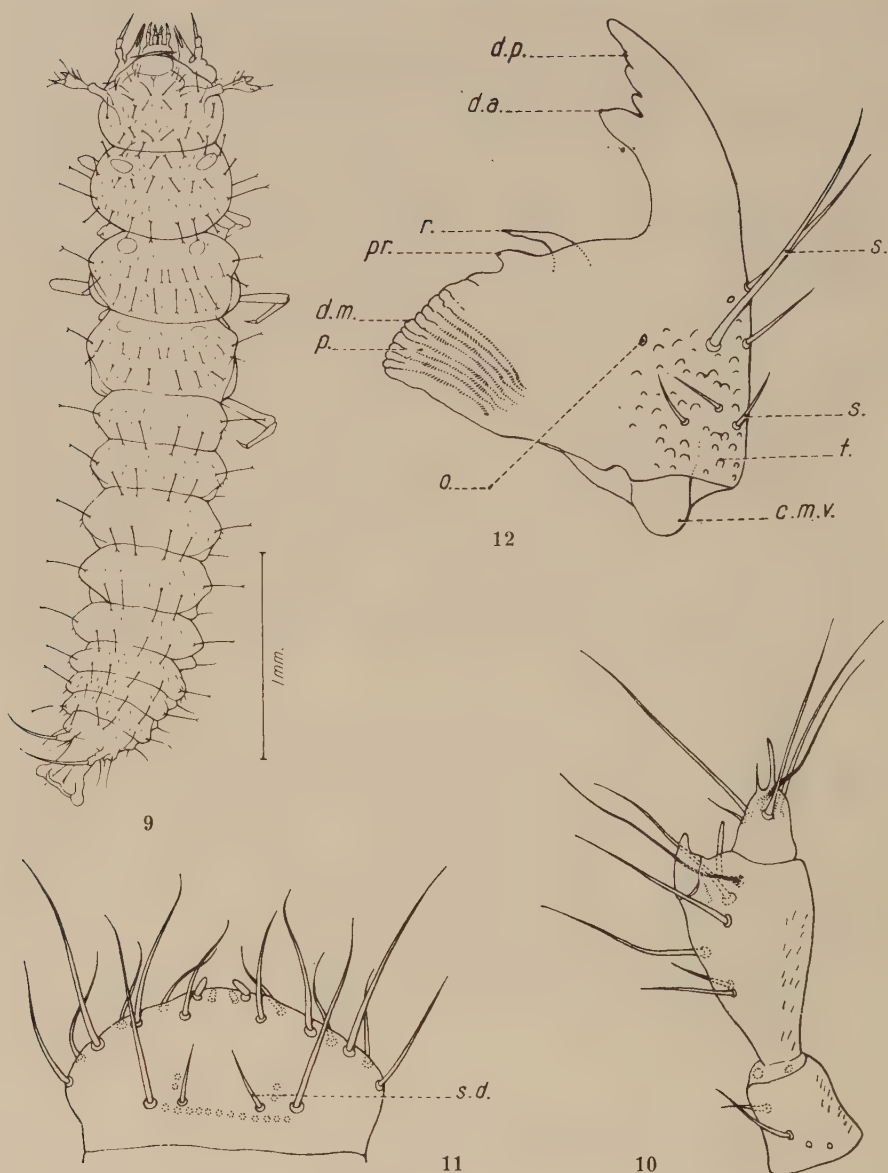
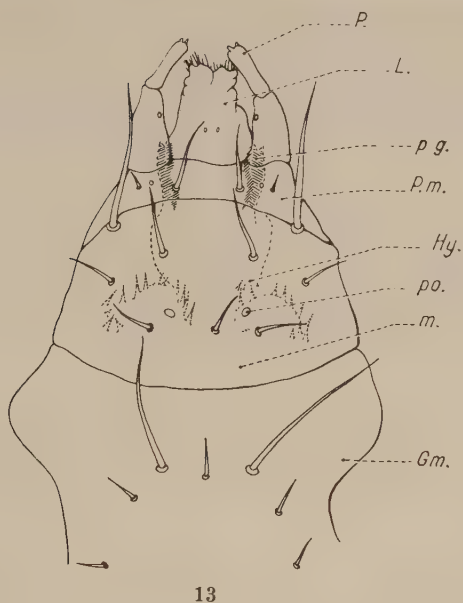


PLANCHE V

Speonomus delarouzei delarouzei. Stade II.FIG. 9. — Larve *in toto*. Face dorsale.FIG. 10. — Antenne droite. Face dorsale. $\times 191$.FIG. 11. — Labre. Face dorsale. $\times 191$. s. d., soie discale.

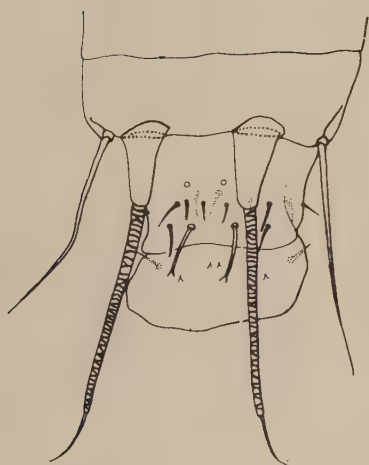
FIG. 12. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 191$. c. m. v., condyle mandibulaire ventral; d. a., dent accessoire; d. m., dents molaires; d. p., dent principale; o., organe sensoriel; p., plis transverses; pr., prostheca; r., rétinacle; s., soies; t., tubercule.



13



14



15



c



a



b

16

PLANCHE VI

Speonomus delarouzei delarouzei. Stade II.

FIG. 13. — *Labium*. Face ventrale. $\times 174$. Gm., gulamentum; m., mentum; Pm., prementum; L., ligule; P., palpe; pg., paraglosses; po., pore; Hy., hypopharynx.

FIG. 14. — *Cerque droit*. Face dorsale. $\times 145$.

FIG. 15. — IX^e segment abdominal et pygopode. Face dorsale. $\times 82$.

FIG. 16. — Soies composées abdominales dorsales. $\times 323$. a, stade I : 1^{er} segment abdominal; b, stade II : 1^{er} segment abdominal; c, stade II : 2^e segment abdominal.

dépassement des deux tiers. Une paire de soies *discales*, accompagnent les grandes soies médianes latérales dorsales. A leur sujet, il convient de remarquer qu'à l'exception du *Speonomus infernus* Dieck, chez toutes nos espèces, les stades, *autres* que le premier, portent ces soies. Elles n'ont donc pas la valeur taxonomique que leur attribue FRANCISCOLO (1953).

Pour les *mandibules*, la principale différence concerne la chétotaxie : aux 2 grandes soies du stade I, s'en ajoutent 4 nouvelles, plus petites. Il en va de même pour les *maxilles* et le *labium* : le *stipe* acquiert une nouvelle soie, ventrale ; le *gulum*, 2 soies latérales paires et une impaire, importante pour la Systématique et le *mentum* pareillement, 2 paires + 1 soie impaire.

Les cerques ont la même chétotaxie ; mais la ciliature plus serrée, qui paraît segmenter le deuxième article, caractérise le stade II.

Chétotaxie générale, voir le tableau X.

2° *Speonomus infernus* Dieck. — Très semblable à *Speonomus delarouzei*. S'en distingue surtout par sa taille et sa forme plus élancée, la tête plus étroite, et l'allongement des pièces buccales (Pl. VII et VIII).

Tailles : stade I : 2,7 mm ; stade II : 3,8 mm.

Les antennes sont plus allongées et graciles, surtout au stade II. La vésicule hyaline, étirée et mince au stade I, se raccourcit au suivant. Les styles terminaux de l'article III, inégaux, sont très aigus.

Le labre, échancré et saillant à sa partie médiane, forme une sorte de nasal. La chétotaxie des deux stades reste *semblable* : notamment, pas de soies *discales* au stade II. On note parfois une soie impaire entre les 2 médianes latérales. Les sensilles coniques dorsales, complètement dégagées, saillent fortement ; les ventrales, invisibles au stade I, émergent de toute leur longueur au stade II, accusant la proéminence du labre. De part et d'autre de l'échancrure on remarque 2 pores (?). Les soies marginales ventrales I sont ici bien plus courtes que les II et III.

L'épipharynx porte une rangée transverse de 13 à 14 pores, et 2 rangées latérales de 2 à 3 pores.

Les mandibules, peu arquées, ont une pointe à base étroite. Les dents de la mola, plus petites et moins nettement dessinées que chez *Speonomus delarouzei*, sont au nombre de 9 à 10 à la mandibule gauche, 10 à 11 à la droite. La chétotaxie du stade II est spécifique. On dénombre 9 soies dorsales : 2 grandes, submarginales, identiques à celles du stade I, et 3 latérales plus 4 très courtes soies dans la région postérieure. Le *retinacle* est fuselé, simple à la mandibule droite, bifide à la gauche ; la *prosthema* menue.

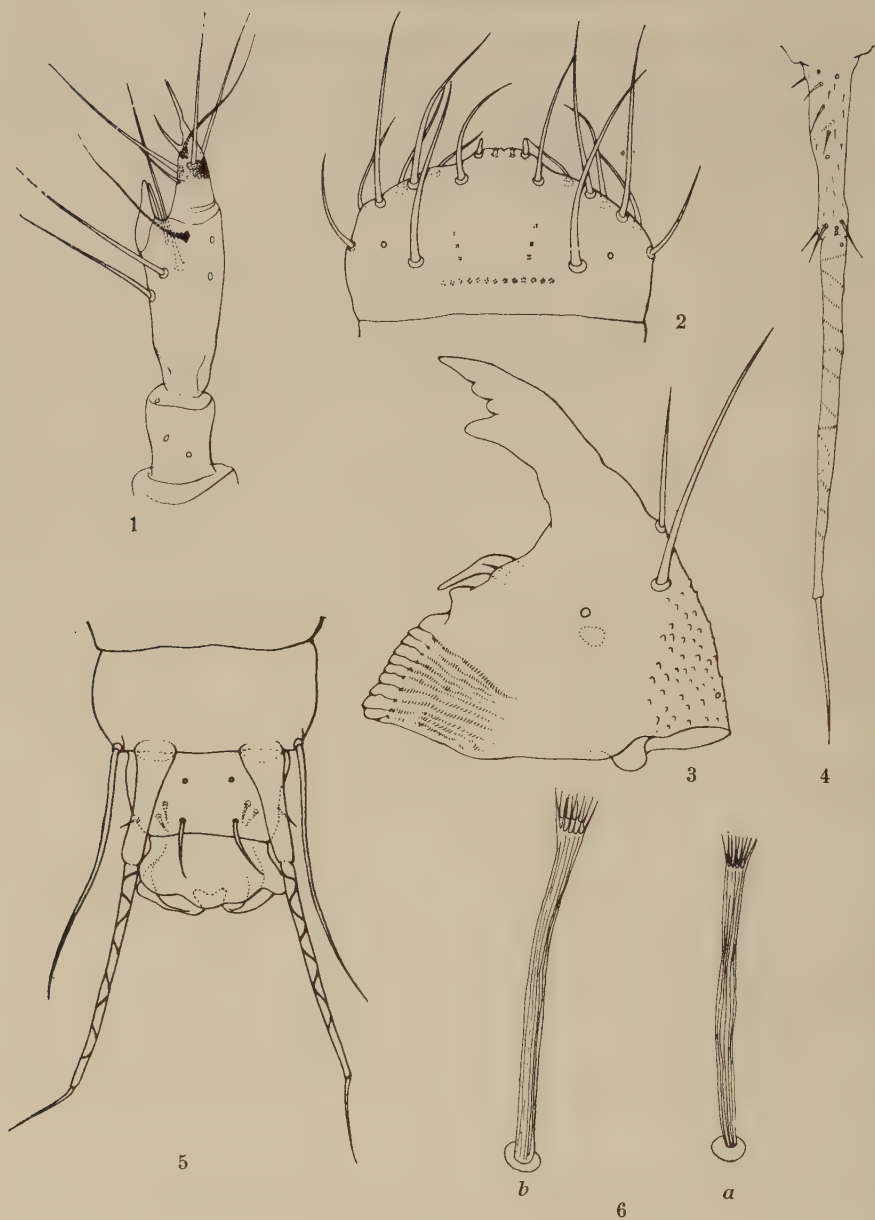


PLANCHE VII

Speonomus infernus. Stade I.FIG. 1. — Antenne droite. Face dorsale. $\times 174$.FIG. 2. — Labre. Face dorsale. $\times 191$.FIG. 3. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 191$.FIG. 4. — Cerque gauche. Face dorsale. $\times 145$.FIG. 5. — IX^e segment abdominal et pygopode. Face dorsale. $\times 87$.FIG. 6. — Soies composées dorsales du 1^{er} segment abdominal. $\times 294$.
a, stade I; b, stade II.

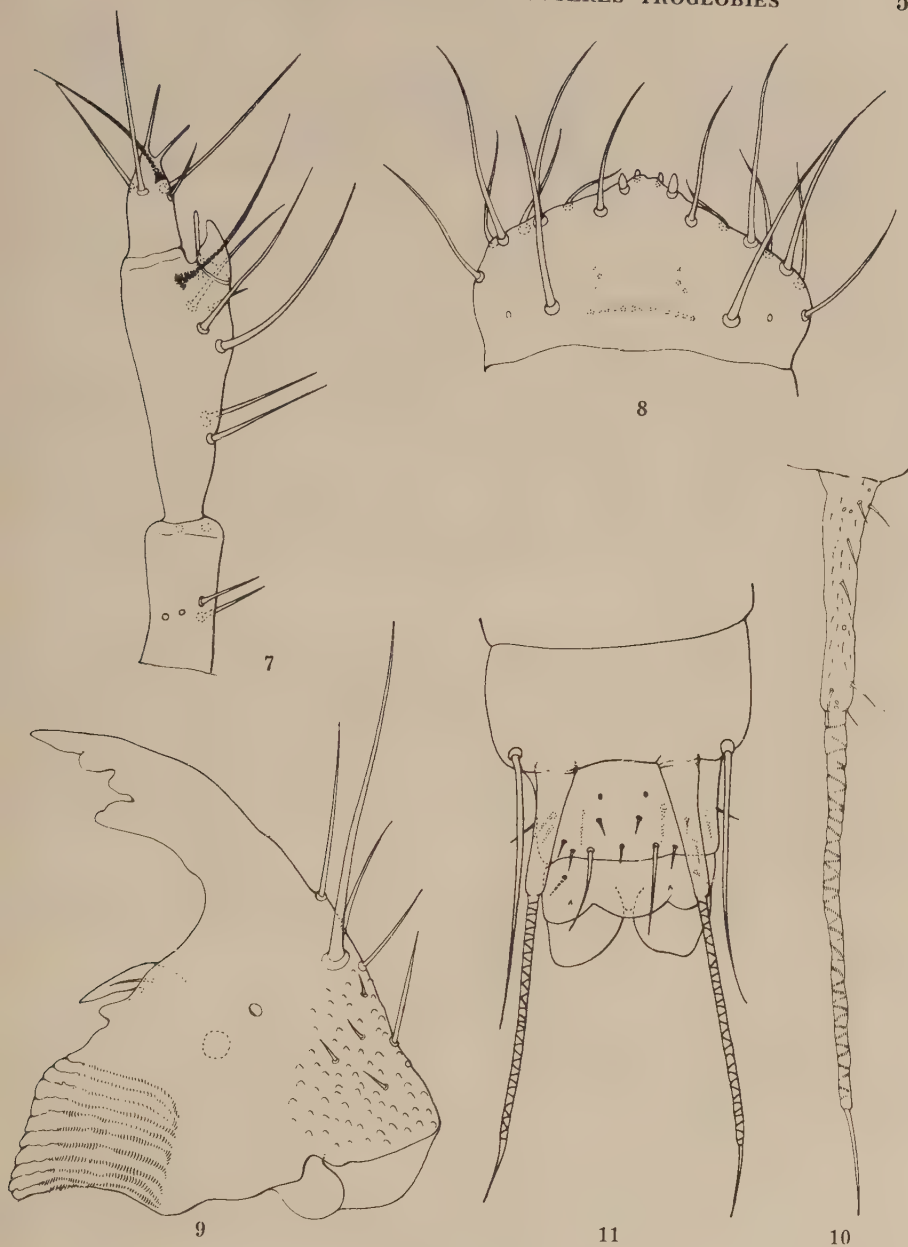


PLANCHE VIII

Speonomus infernus. Stade II.

FIG. 7. — Antenne gauche. Face dorsale. $\times 191$.

FIG. 8. — Labre. Face dorsale. $\times 191$.

FIG. 9. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 191$.

FIG. 10. — Cerque droit. Face dorsale. $\times 145$.

FIG. 11. — IX^e segment abdominal et pygopode. Face dorsale. $\times 82$.

3° *Bathysciola schiödtei grandis* Fairm. — Trois stades larvaires.

Nous compléterons la description donnée par R. JEANNEL, en insistant sur les caractéristiques propres aux stades. Signalons que les stades II et III sont pratiquement semblables (Pl. IX à XIII).

Pour les stades I, II et III, les tailles sont, en millimètres, de : 2,4; 2,7 et 3,3 à 3,6.

Les antennes sont courtes et épaisses. La vésicule hyaline, effilée à son apex, varie peu de forme au cours des stades; tout au plus se raccourcit-elle légèrement aux deux derniers. Les styles apicaux de l'article III, l'un émoussé, l'autre aigu, sont de taille égale.

Le labre est rectangulaire, la marge antérieure légèrement arrondie et peu saillante. Les sensilles coniques dorsales sont hautes et pointues au stade I, émoussées et épaisses aux suivants. Toutes les sensilles coniques débordent sur la totalité de leur longueur, sauf au stade III.

Aux stades II et III apparaissent les deux soies discales. Les soies marginales ventrales I sont de taille presque égale à celle des II et III.

L'épipharynx compte 8 pores à la rangée transverse et 2 aux latérales.

Les mandibules sont massives, avec une pointe fortement arquée. La mola, triangulaire aux stades I et II, devient rectangulaire au troisième. On note 9 à 10 dents à gauche, 10 à 11 à droite. Le *rétinacle* est long et grêle, la *protheca* bien dessinée. Alors que l'on dénombre au stade II, 6 soies dorsales chez *Speonomus delarouzei*, et 9 chez *Sp. infernus*, *Bathysciola schiödtei grandis* (1) n'en compte que 5.

Pour le *labium*, on remarquera l'absence de la soie impaire du *gumentum*.

Les cerques montrent sur le premier article, des soies très courtes et épaisses, parfois composées, et des formations chitineuses imbriquées.

Chétotaxie générale, voir tableau XII.

4° *Bathysciella jeanneli* Ab. (2). — Nous donnerons une description assez détaillée des deux stades de cette espèce, inconnus à ce jour (Pl. XIV à XVI).

L'aspect général est celui des larves de *Speonomus delarouzei*, mais en plus délié.

Les antennes, longues et graciles, surtout au stade II, portent des styles et une vésicule hyaline bien développés. Le style incolore de l'article II diminue au deuxième stade.

Le labre, subrectangulaire, à marge antérieure presque rectiligne, devient elliptique au stade II, ses bords latéraux s'incurvant fortement à leur base. Les sensilles coniques dorsales, épaisses, très visibles, sont plus pointues et plus saillantes au stade II. Les ventrales, presque

(1) Comme *Bathysciella jeanneli*.

(2) Les descriptions sont fondées sur les mues d'une seule et unique larve. Celles-ci n'ont pas permis d'établir la chétotaxie.



PLANCHE IX

Bathysciola schiödtei grandis. Stade I.

FIG. 1. — Larve in toto. Face dorsale.

FIG. 2. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 260$.

FIG. 3. — Labre. Face dorsale. $\times 343$.

FIG. 4. — Mandibule droite. Face dorsale.

FIG. 4'. — Mandibule gauche. Face ventrale. $\times 364$.

FIG. 5. — Cerque droit. Face dorsale. $\times 260$.

FIG. 6. — IX^e segment abdominal et pygopode. Face dorsale. $\times 112$.

TABLEAU XII. — CHÉTOTAXIE

Bathysciola schiödtei grandis (Stades I, II et III).

CRANE									
	STADE I			STADE II			STADE III		
<i>Face dorsale.</i>									
Soies composées	5			6			6		
Soies simples	8			7			7		
Cils latéraux	0			12			26		
Cils médians impairs	0			4			10		
<i>Face ventrale.</i>									
Soies composées	0			0			0		
Soies simples	Id. Sp. del.			Id. Sp. del.			Id. Sp. del.		

THORAX									
Sgts	PRO			MESO			META		
Stades	I	II	III	I	II	III	I	II	III
<i>Face dorsale.</i>									
Soies composées :									
antérieures	4	4+1	4+1	4	4	4	4	4	4
médianes	3	3	3	0	0	0	0	0	0
latérales	2	2+2	2+2	1	1	1	1	1	1
basales	4	4	4	4	4	4	3 ou 4	4	4
Soies simples ou compo- sées :									
antérieures	0	18	18	0	15	15	0	13	13
postérieures	0	20	20	0	15	15	0	13	13
<i>Face ventrale : idem Speonomus delarouzei.</i>									

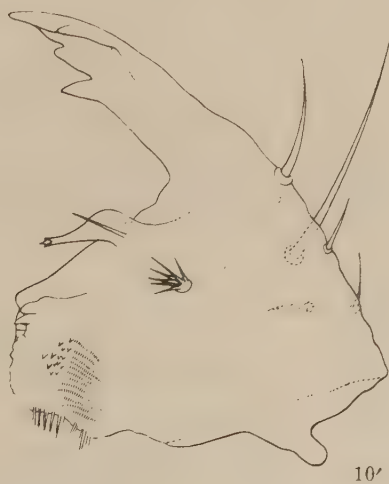
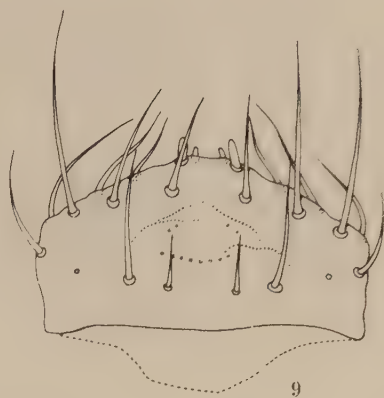
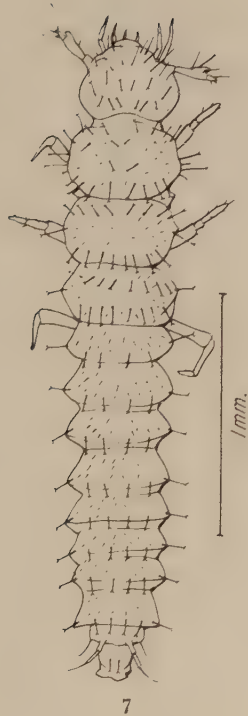
ABDOMEN									
Sgts	1-8			9					
Stades	I	II	III	I	II	III			
<i>Face dorsale.</i>									
Soies composées	3+2	3+2	3+2	0	0	0			
Soies simples	0	13+2	13+2	0	8+1	8+1			
<i>Face ventrale : idem Speonomus delarouzei.</i>									

PLANCHE X

Bathysciola schiödtei grandis. Stade II.FIG. 7. — Larve *in toto*. Face dorsale.FIG. 8. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 260$.FIG. 9. — Labre. Face dorsale. $\times 312$.

FIG. 10. — Mandibule droite. Face dorsale.

FIG. 10'. — Mandibule gauche. Face ventrale. $\times 312$.



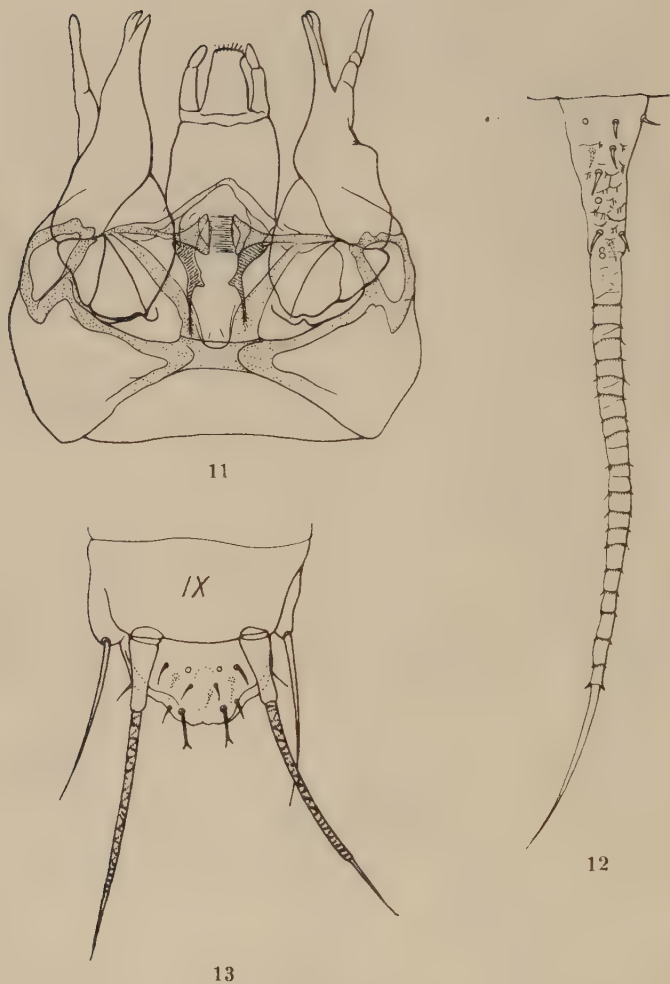
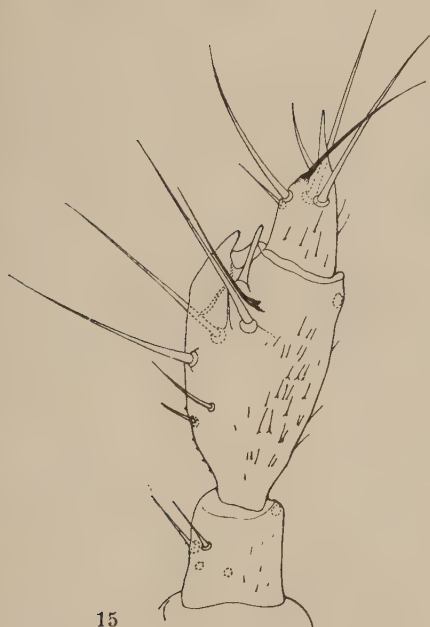
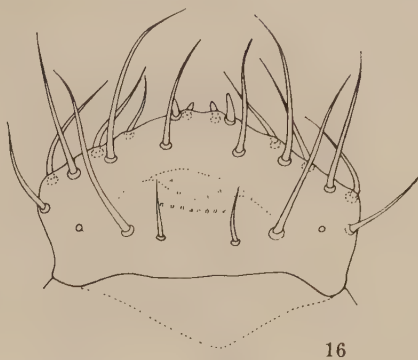
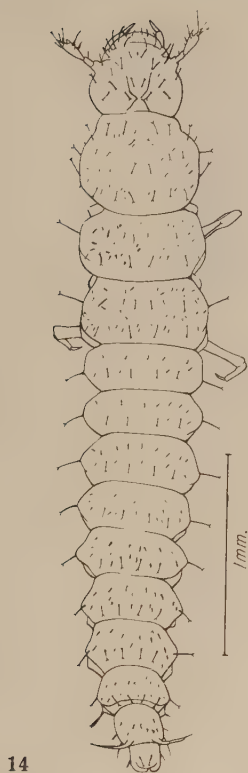


PLANCHE XI

Bathysciola schiödtei grandis. Stade II.FIG. 11. — *Tentorium*. Face ventrale. $\times 145$.FIG. 12. — *Cerque droit*. Face dorsale. $\times 260$.FIG. 13. — *IX^e segment abdominal et pygopode*. Face dorsale. $\times 112$.

PLANCHE XII

Bathysciola schiödtei grandis. Stade III.FIG. 14. — *Larve in toto*. Face dorsale.FIG. 15. — *Antenne gauche*. Face ventrale. $\times 260$.FIG. 16. — *Labre*. Face dorsale. $\times 260$.FIG. 17. — *Mandibule gauche*. Face dorsale.FIG. 17'. — *Mandibule droite*. Face ventrale. $\times 260$.



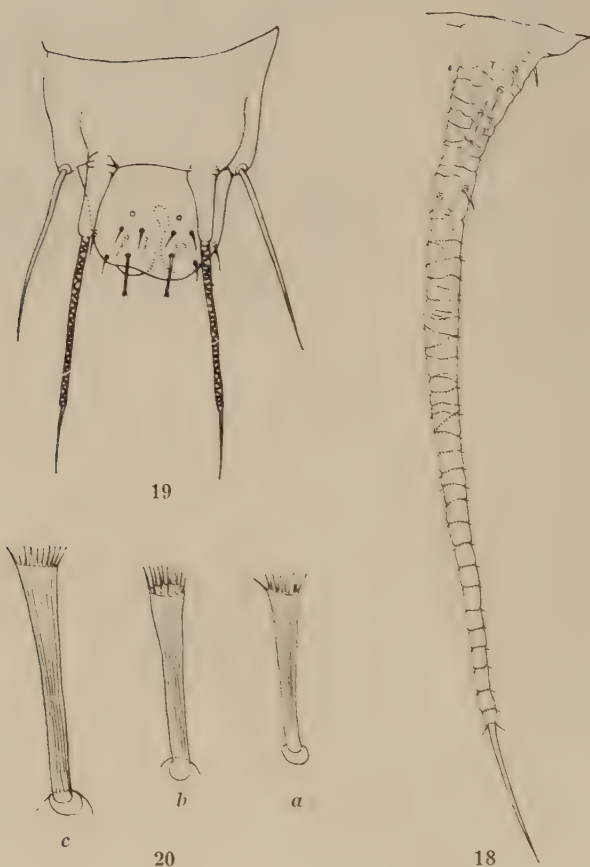


PLANCHE XIII

Bathysciola schiödtei grandis. Stade III.FIG. 18. — *Cercue droit*. Face dorsale. $\times 260$.FIG. 19. — IX^e segment abdominal et pygopode. Face dorsale. $\times 87$.FIG. 20. — Soies composées dorsales du 1^{er} segment abdominal. $\times 323$.
a, stade I; b, stade II; c, stade III.

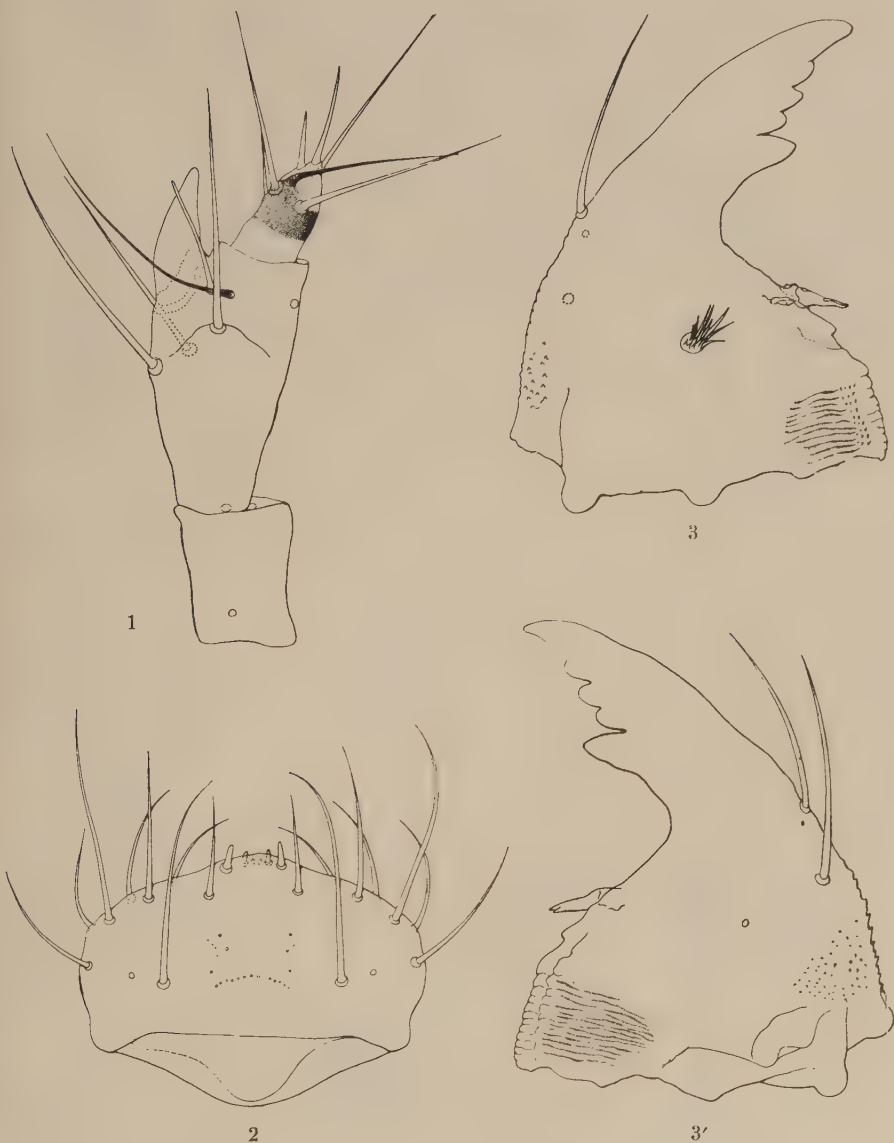


PLANCHE XIV

Bathysciella jeanneli. Stade I.FIG. 1. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 182$.FIG. 2. — Labre. Face dorsale. $\times 182$.

FIG. 3. — Mandibule droite. Face ventrale.

FIG. 3'. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 182$.

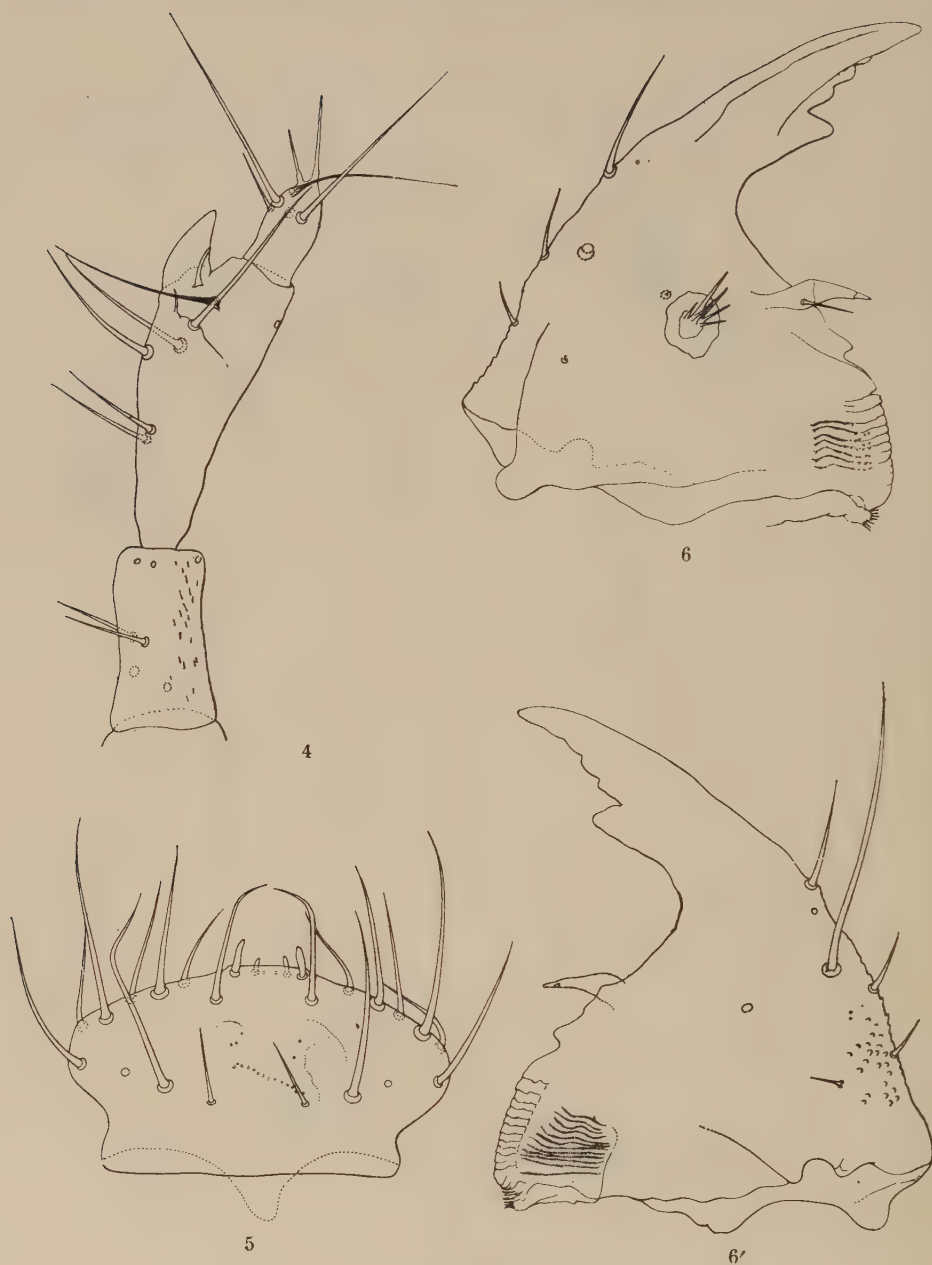


PLANCHE XV

Bathysciella jeanneli, Stade II.FIG. 4. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 182$.FIG. 5. — Labre. Face dorsale. $\times 182$.

FIG. 6. — Mandibule droite. Face ventrale.

FIG. 6'. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 182$.



PLANCHE XVI

Bathysciella jeanneli. Stades I et II.FIG. 7. — *Cercue droit. Face dorsale. Stade I.* $\times 182$.FIG. 7'. — *Stade II.* $\times 182$.FIG. 8. — *Galea. Stade I.*FIG. 8'. — *Stade II.* $\times 450$.FIG. 9. — *Soie composée dorsale du 8^e segment abdominal. Stade I.*FIG. 9'. — *Stade II.* $\times 245$.

entièrement masquées au stade I, se montrent en partie au suivant; leur écartement est moyen. Entre celles-ci, on aperçoit deux pores. Les soies marginales ventrales I sont à peine plus courtes que les II et III; soies discales présentes au stade II.

L'épipharynx comprend 20 papilles, soit une rangée transversale de 14 et deux latérales de 3.

Les mandibules sont robustes; la pointe, courte et trapue, porte une dent terminale épaisse, fortement crénelée. Le *rétinacle*, bifide, aigu à la mandibule droite, émoussé à la gauche, possède une épine à la base. La *prostheca* de la mandibule droite est à peine figurée. La mola compte 10 à 12 dents bien individualisées, larges à la mandibule droite, beaucoup plus étroites à la gauche. Sur les faces dorsale et ventrale de chaque mandibule, on observe une zone de plis transverses subrectilignes finement ciliés. Au stade II, 5 soies ornent la face dorsale, comme chez *Bathysciola schiödtei grandis*.

Les maxilles se caractérisent par leur *lacinia* très mince, presque droite, armée de 6 dents : 4 longues, plus 2 minuscules apicales; la soie basale est fine, aiguë, largement séparée du groupe terminal. La *galea*, élancée, se termine par une courte frange palissadique peu fournie, ceinturant deux longues tigelles dont l'une, renflée en massue, fait saillie. Nous n'avons plus cet aspect de double houppe de cils bien développée, si caractéristique des larves précédentes.

Le *labium* est étroit, sa ligula s'étire et se borde de longs cils. Les formations paraglossiennes sont bien visibles. La chétotaxie du *gula-mentum* est remarquable : les stades I et II possèdent le même nombre de soies.

Les cerques sont très voisins des autres espèces décrites; simplement, la ciliature du deuxième article est plus lâche au stade II.

Par l'allongement des pièces buccales, des antennes, des styles et des soies; par la réduction de sa *prostheca*; par sa *galea* dépouillée; par la chétotaxie simplifiée du *gula-mentum* au stade II, *Bathysciella jeanneli* se place légèrement à part des larves du groupe. Ces caractères amorcent la transition avec ceux du type *Sp. longicornis* que nous allons décrire.

5° *Autres larves*. — Nous ne reprendrons pas les descriptions (déjà données) des larves suivantes, que nous n'avons pas élevées au laboratoire : *Speonomus mazarredoï*, *Sp. oberthuri*, *Sp. sioberi*, *Sp. bourgoini*, divers *Bathysciola*, *Parabathyscia*, *Speocharis* et *Breulia*. Elles se rattachent toutes étroitement au *Speonomus delarouzei*.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES LARVES. DÉFINITION DU TYPE CLASSIQUE.

On observe que toutes les espèces étudiées présentent un *ensemble* de caractères communs, particularité qui nous permet de définir le type appelé *classique*. Sa diagnose fondamentale est la suivante :

Grandes soies dorsales crânielles, thoraciques et abdominales, presque toutes *composées*.

Mandibules dissymétriques.

Mola mandibulaire avec *réтинacle* et *prostheca*.

Dents molaires assez nombreuses, importantes.

Galea à large frange, haute et épaisse.

Paraglosses, visibles sur la face dorsale du labium.

Cerques biarticulés; le deuxième article long et cilié.

On notera, pareillement, que le premier stade diffère des suivants par des caractères constants. Le tableau ci-dessous en donne l'essentiel.

TABLEAU XIII

STADE I	STADES II ET III
<i>Antennes :</i>	
I : pas de soie.	2 soies : 1 ventrale et 1 dorsale.
II : 1 style pigmenté.	1 style pigmenté.
1 style incolore.	2 styles incolores.
3 soies :	5 soies :
1 ventrale.	2 ventrales.
1 dorsale.	2 dorsales.
1 latérale.	1 latérale.
III : bande pigmentaire.	Pas de bande pigmentaire.
<i>Labre :</i>	
Pas de soie discale.	1 paire de soies discales (1).
<i>Mandibules :</i>	
2 soies dorsales.	2 soies dorsales + des petites (nombre variable selon les espèces).
<i>Maxilles (stipe) :</i>	
5 soies ventrales.	6 soies ventrales.
<i>Labium (mentum) :</i>	
2 paires de soies ventrales.	4 paires de soies ventrales et 1 soie impaire.
<i>Labium (gulaementum) :</i>	
1 paire de soies ventrales.	3 paires de soies ventrales et 1 soie impaire (2).
<i>Cerques :</i>	
Ciliature du deuxième article lâche.	Ciliature du deuxième article très serrée.
Chétotaxie générale dorsale et ventrale du crâne, thorax et abdomen (soies simples en particulier) différente (voir tableaux).	
(1) Absente chez <i>Sp. infernus</i> .	
(2) La soie impaire manque chez certaines espèces.	

2° Type évolué.

1° *Description de la larve du Speonomus longicornis longicornis* Sauley. — *Généralités.* — Elle ne possède qu'un seul stade. Celui-ci (en particulier par sa chétotaxie) correspond au *stade I* du type classique (Pl. XVII à XIX).

Taille : 3,5 mm.

Larve campodéiforme mais ramassée, à petite tête. Les segments bourrés de matières de réserve, les pattes courtes, les cerques réduits lui donnent une allure trapue et replète, qui la distingue immédiatement des larves *classiques*. Elle tire sa coloration laiteuse des corps gras neigeux, bien visibles au travers du tégument, extrêmement mince et sans pigment, à l'exception de la pointe des mandibules et des ongles. Pas d'yeux ni d'ocelles. *Toutes les soies sont simples.*

La tête, circulaire, aplatie, est plus petite que le prothorax. L'épocrâne présente sur ses faces latérales des formations tégumentaires dessinant une fine microsculpture. Sutures : épicroâniale peu visible, très courte ; frontales, longues et bisinuées ; l'aire ensiforme, très grande, arrondie en arrière, atteint la base de la tête. Pas de cou ; joues fortement élargies.

Les antennes s'insèrent dans une cupule membraneuse, circulaire, à la base des mandibules. On compte trois articles.

L'article I, cylindrique, porte 7 fossettes sensorielles : 4 ventrales et 3 dorsales.

L'article II, légèrement en massue, présente sur sa marge interne, antéro-ventrale, la *vésicule hyaline*. Celle-ci pointe comme un doigt ; elle est très longue, égale à l'article III. Le fin style incolore qui s'implante à sa base a la même longueur ; les soies sont élancées. Le nombre, la disposition des soies et des styles, concordent rigoureusement avec ce que l'on observe au premier stade, chez le *Speonomus delarouzei*.

L'article III, conique, porte 3 forts et très longs macrochètes, un ventral, un dorsal, un latéral externe ventral, et une petite soie latérale, interne. Il possède 3 longs styles : un subapical, pigmenté et effilé,

PLANCHE XVII

Speonomus longicornis longicornis.

FIG. 1. — Larve *in toto*. Face dorsale.

FIG. 1'. — Face ventrale.

FIG. 2. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 145$.

FIG. 3. — Labre. Face dorsale. $\times 145$.

FIG. 4. — Mandibule droite. Face ventrale $\times 145$, et détail de la mola $\times 245$.

FIG. 4'. — Mandibule gauche. Face dorsale $\times 145$, et détail de la mola $\times 245$.

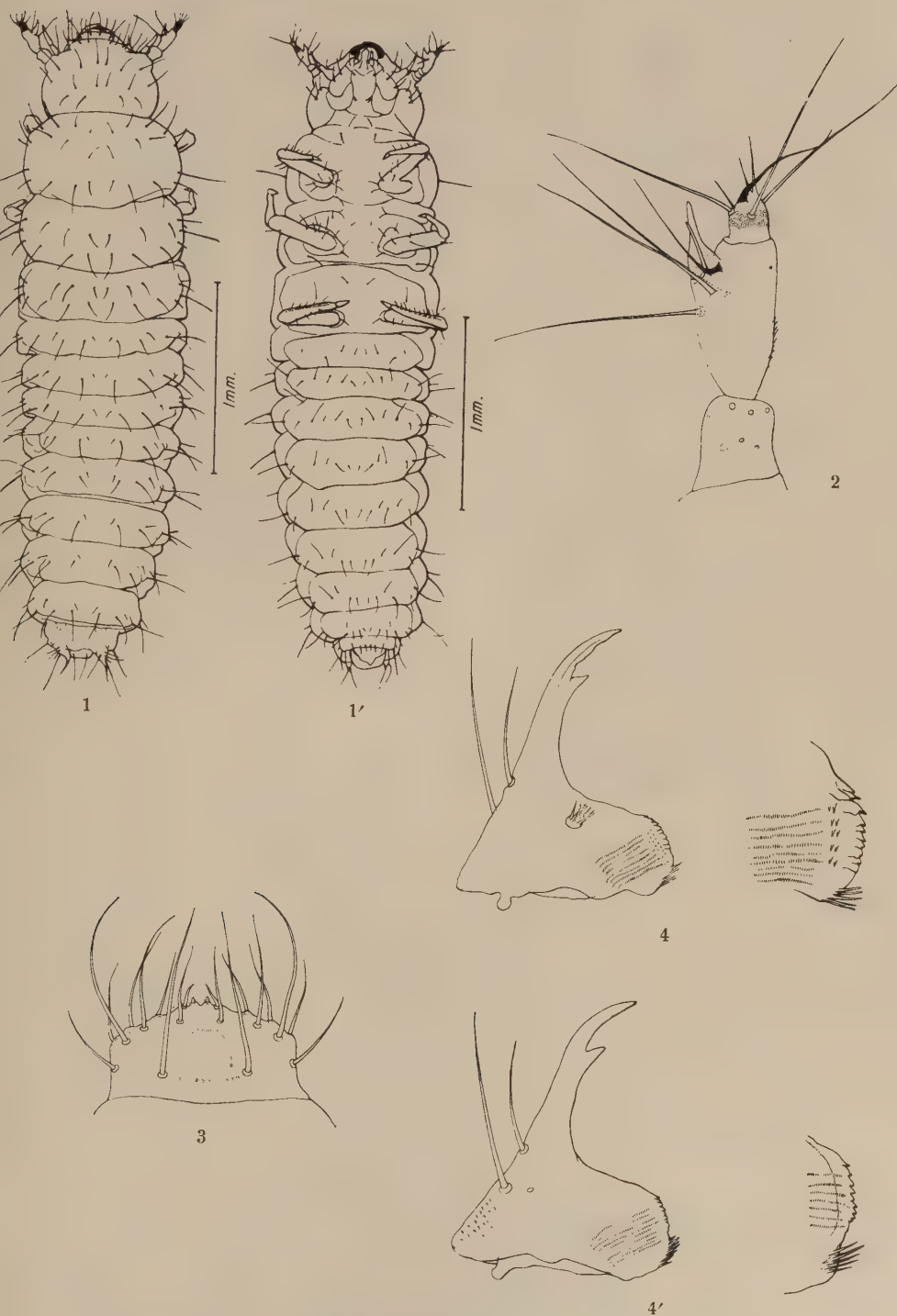


PLANCHE XVII.



PLANCHE XVIII

*Speonomus longicornis longicornis.*FIG. 5. — *Maxille gauche. Face dorsale.* $\times 135$.FIG. 5'. — *Face ventrale.* $\times 145$.FIG. 6. — *Détail de la galea.* $\times 680$.FIG. 7. — *Labium. Face dorsale.* $\times 174$.FIG. 8. — *Cercue droit. Face dorsale.* $\times 174$.FIG. 9. — *IX^e segment abdominal et pygopode. Face dorsale.* $\times 100$.

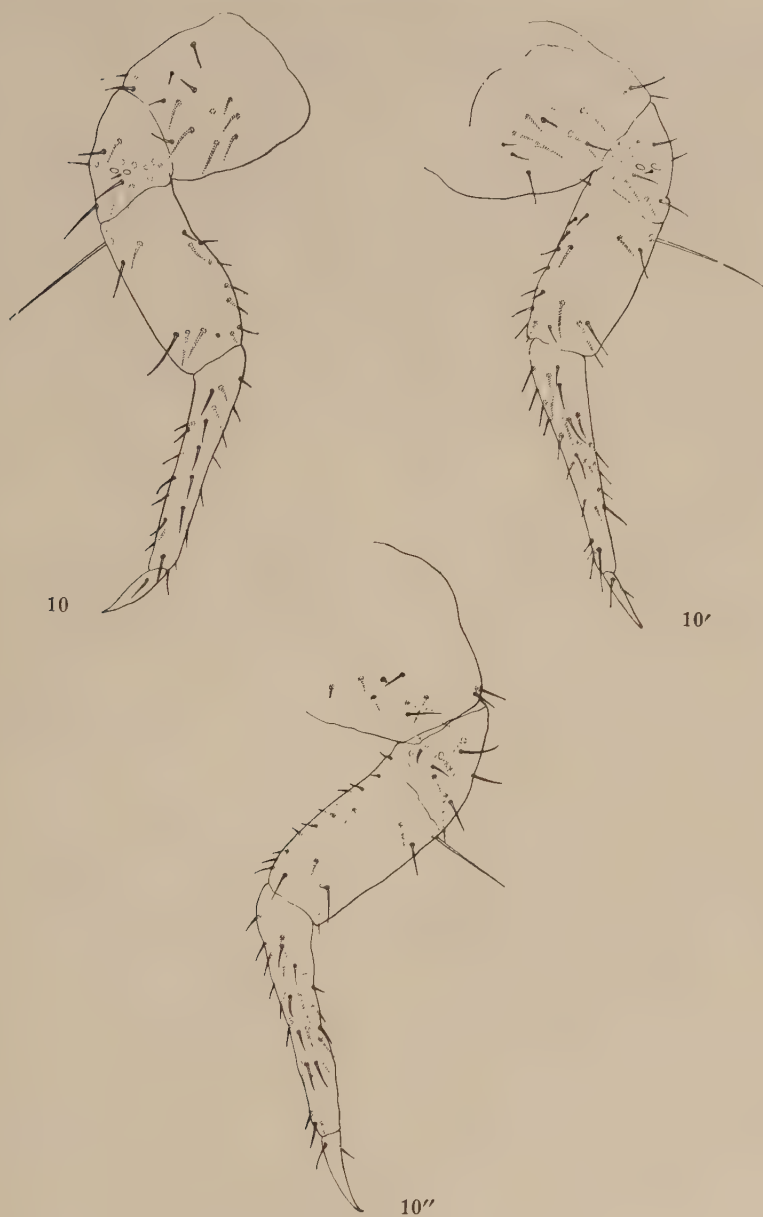


PLANCHE XIX

Speonomus longicornis longicornis.

FIG. 10. — Patte antérieure droite.

FIG. 10'. — Patte moyenne gauche.

FIG. 10''. — Patte postérieure gauche. $\times 95$.

2 apicaux, incolores, inégaux et acuminés. La bande pigmentaire, caractéristique du stade I chez les larves du type *classique*, existe. Quelques rares cils couvrent la face postéro-dorsale des articles I et II.

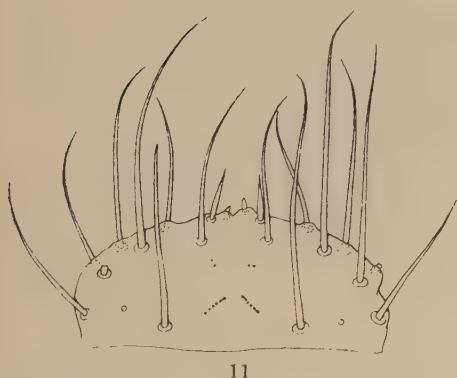
Le labre, de forme pentagonale, offre une marge antérieure sinueuse, bosselée au niveau des insertions des soies marginales; sa partie médiane est échancrée. Les sensilles coniques dorsales, implantées tout au bord antérieur du labre, sont hautes et spiniformes. Les ventrales sont insérées de part et d'autre de l'échancrure, sur la marge même; elles sont émoussées, égales au tiers des dorsales. A leur base, deux minuscules épines les encadrent. Les soies marginales ventrales I sont un peu plus courtes que les II et III. Ecartements : grand entre les soies I; important entre elles et les sensilles coniques dorsales; moyen, comme chez *Sp. delarouzei*, entre les sensilles coniques ventrales.

Pas de soies discales, comme chez toutes les larves du premier stade étudiées.

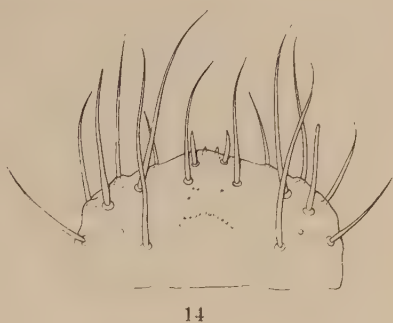
L'épipharynx compte 16 papilles : une rangée transversale de 12, deux rangées latérales de 2.

Les mandibules, anatomiquement semblables, se caractérisent par la finesse de leur pointe, rectiligne, étroite à la base, courbée seulement à l'apex. La dent terminale, acérée, présente de très légères crénelures (2 ou 3); l'accessoire s'implante tout à côté. La *mola*, encore bien différenciée, rectangulaire, porte 8 à 9 *denticules*, plus longs à la mandibule droite, petits et aigus à la gauche. Les plis transverses, obliques, au nombre de 8 à 10, sont faiblement dessinés. Douze à 13 organes spiniformes émergent d'une fossette sensorielle ventrale. Chétotaxie semblable à celle des stades I *classiques* : 2 grands macrochètes dorsaux, submarginiaux; 2 pores dorsaux. Quelques tubercules ornent la région postéro-dorsale de la mandibule. Aucun individu ne possédait de *rétinacles*; ni de *protheca* à la mandibule droite. Le bord antérieur de la *mola* est lisse, sans aucune formation chitineuse.

Les maxilles, graciles, ont une *lacinia* et une *galea* élancées. La *lacinia*, presque droite, porte 4 fines dents aiguës sur son bord masticateur. Leur distribution semble spécifique : deux dents (IV et III) accompagnées par deux minuscules soies forment le groupe apical; largement séparées, s'insèrent la dent II et, à une égale distance, la dent I. Un écartement identique sépare cette dernière de la soie basale. La *galea* filiforme, offre une crête frangée fortement réduite, d'où émergent, très visibles, 3 organes sensoriels : fines tigelles, l'une renflée en massue, les autres acuminées. On retrouve sur la face dorsale du *stipe*, ainsi que sur la face tergaire du premier article du palpe, la microsculpture formée d'épines finement distribuées en rangées régulières du type *classique*, mais ici ces épines sont nombreuses et très petites. La chétotaxie du *stipe*, du *cardo* et des palpes est celle du *Sp. delarouzei* (stade I). Les palpes montrent un article III allongé. L'organe *digitiforme*, étiré, présente un apex à peine renflé.



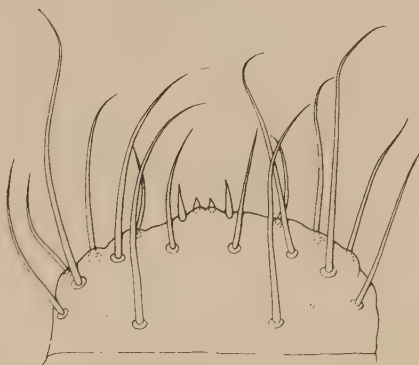
11



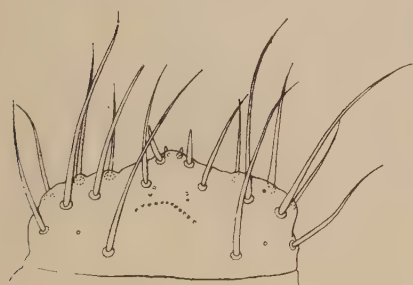
14



12



15



13



16

PLANCHE XX

Speonomus des sections II et III.FIG. 11. — *Speonomus piochardi*. Face dorsale. $\times 208$.FIG. 12. — *Speonomus pyrenaeus nadari*. Face ventrale. $\times 208$.FIG. 13. — *Speonomus stygius tisiphone*. Face dorsale. $\times 208$.FIG. 14. — *Speonomus stygius typica*. Face dorsale. $\times 208$.FIG. 15. — *Speonomus abeillei*. Face dorsale. $\times 208$.FIG. 16. — *Speonomus hydrophilus normandi*. Face dorsale. $\times 208$.

Le labium n'a rien de bien remarquable; signalons cependant un net allongement de la *ligula* et des palpes labiaux. Même chétotaxie que pour les larves classiques du stade I : *prementum*, une paire de grandes soies, une autre de très petites; *mentum*, deux paires de soies; *gula-mentum*, une paire. La *ligula*, élargie à la base, se renfle au sommet — ce dernier bilobé et cilié. Elle possède, dorsalement, une série de sensilles en bâtonnets, disposées de part et d'autre de la ligne médiane, dans une large échancrure en entonnoir. Elle est aussi longue que les palpes. *Nous n'avons jamais observé de formations paraglossiennes.*

Le thorax comprend un prothorax fortement élargi en bouclier, trapézoïdal, peu sclérotisé, et un méso- et métathorax plus étroits. A la jointure des deux premiers s'ouvrent, à l'extrémité d'un mamelon, les stigmates thoraciques.

Sur chaque segment thoracique et abdominal, on observe, disposées latéralement et symétriquement, deux taches brunâtres. Très visibles à travers le chorion avant l'éclosion, elles ne le sont plus sur la larve âgée. Une étude histologique montre qu'il s'agirait d'organes glandulaires.

Une paire de stigmates débouchent à la face latéro-dorsale de chaque segment abdominal, sauf le IX^e. Ils sont simples et annulaires.

Les cerques ou urogomphes sont falciformes, bien plus courts que le pygopode. Ils paraissent *uniarticulés*. Nous pensons à une soudure des deux articles avec raccourcissement considérable du deuxième; la disposition des pores et la chétotaxie, comparées au *Speonomus delarouzei*, le laissent supposer. On compte le même nombre de soies, mais celles que nous considérons comme les anciennes soies apicales du premier article (ex-apicales I) se sont considérablement développées, en particulier la ventrale, 3 fois plus longue que la soie terminale des cerques, et la dorsale interne. C'est au niveau de ces grands macrochètes qu'on observe parfois une sorte de suture. On

PLANCHE XXI

Antrocharis querilhaci dispar.

FIG. 1. — Larve *in toto*. Face dorsale.

FIG. 1'. — Face ventrale.

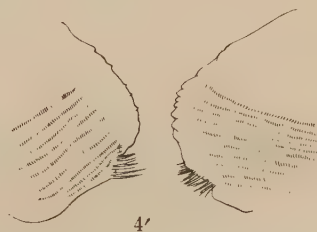
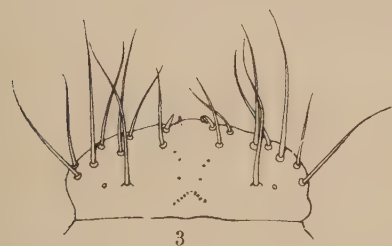
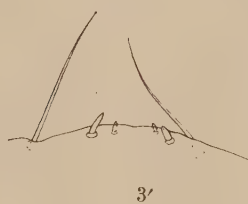
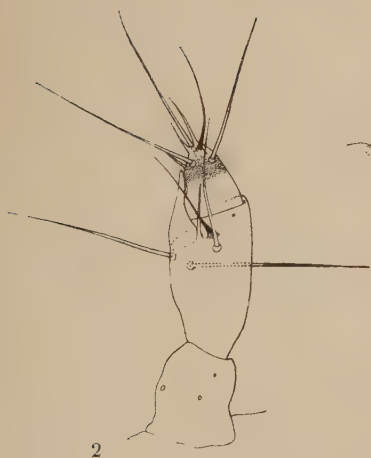
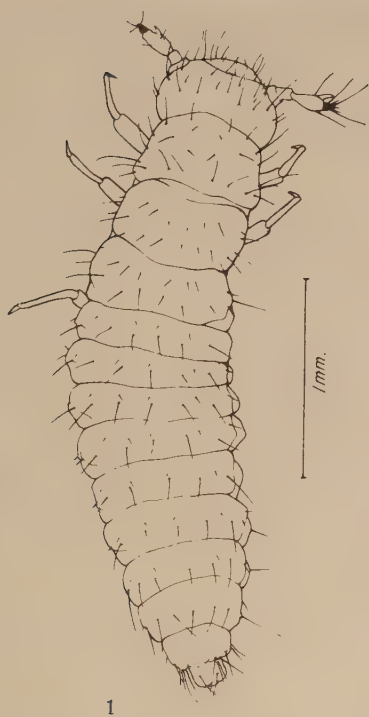
FIG. 2. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 116$.

FIG. 3. — Labre. Face dorsale. $\times 145$.

FIG. 3'. — Détail des sensilles coniques. Face dorsale. $\times 245$.

FIG. 4. — Mandibule gauche. Face dorsale. $\times 155$.

FIG. 4'. — Détail de la mola. Face dorsale. Mandibules droite et gauche. $\times 245$.



note l'absence de pubescence sur la face dorsale des cerques. Signalons l'allongement considérable de la soie latérale du IX^e segment abdominal; elle atteint l'extrémité du pseudopode anal.

Le pygopode, étroit, avec pseudopode exsertile, présente sur sa face dorsale 4 soies et 2 pores ou sensilles, et ventralement, 4 à 5 petites soies.

Les pattes sont caractérisées par leur chétotaxie simplifiée.

La chétotaxie générale est résumée dans le tableau suivant; rappelons que toutes les soies sont simples.

TABLEAU XIV. — CHÉTOTAXIE
Speonomus longicornis longicornis.

CRANE	
<i>Face dorsale.</i>	
Soies	13
<i>Face ventrale.</i>	
Soies :	
submarginales	2
marginales antér.	1
marginales postér. ...	1
médianes	0
postérieures	3 à 4

THORAX			
Sgts	PRO	MESO	META
<i>Face dorsale.</i>			
Soies :			
antérieures	4 + 1	4 + 1	3 + 2 ou 4 + 2
médianes	4	0	0
latérales	2	1	1
basales	4	4	4

<i>Face ventrale</i> : identique au stade I du <i>Speonomus delarouzei</i> .			
--	--	--	--

ABDOMEN			
Sgts	1-8		9
<i>Face dorsale.</i>			
Soies	3 + 3 + 2		0
Sgts	1	2-8	9
<i>Face ventrale.</i>			
Soies	4 + 2	2 + 5	1 + 6

2° *Antrocharis querilhaci dispar* Lespès. — Cette larve ressemble beaucoup à celle du *Speonomus longicornis*. L'étude détaillée des antennes, des pièces buccales et des cerques permet de la distinguer. Un seul stade larvaire : le stade I (Pl. XXI et XXII).

Taille : 3,3 mm.

Les antennes se signalent par l'allongement des soies, des styles et de la vésicule hyaline. La bande pigmentaire de l'article III est bien visible.

Le labre est étroit, non anguleux, ses bords latéraux convexes. Les soies marginales et les sensilles coniques s'insèrent en retrait. Les sensilles coniques dorsales, courtes et minces, dépassent le labre sur la moitié de leur longueur. Les ventrales, bien écartées et de très petite taille, sont presque entièrement cachées. Les soies marginales ventrales I sont à peine plus courtes que les II et III. L'espace qui les sépare des sensilles coniques dorsales est plus petit que chez *Sp. longicornis*. L'épipharynx compte 16 papilles, disposées en deux rangées latérales de 3, et une rangée transversale de 10.

Les mandibules se caractérisent par leur finesse, une mola presque lisse, et l'absence de tubercules sur le bord dorsal extérieur. Le bord masticateur de la mola ne porte que 5 à 6 denticules. La pointe est grêle, l'apex à peine incurvé. La dent terminale ne présente pas de crénelure; l'accessoire, aiguë et petite, s'insère un peu en avant du milieu de la pointe. Pas de *rétnacles* ni de *prostheca*.

Les maxilles fournissent quelques caractères intéressants. Les épines, disposées en rangées régulières sur la face dorsale du stipe et de l'article I du palpe, sont faibles, très nombreuses. Le lobe masticateur de la lacinia porte 4 fortes dents, accompagnées par deux petites. Le groupe des 4 principales, régulièrement espacées sur la moitié distale, s'isole largement de la soie basale; pas de denticules sur cet intervalle. Chez quelques individus on note 5 dents masticatrices. *L'organe digiti-forme* se termine par une *pointe courte et raide*.

Le labium montre une ligula haute et mince, avec 2 épines sur les bords latéraux. Pas de *paraglosses*, comme chez toutes les larves du type *Sp. longicornis*.

Sur chaque segment thoracique et abdominal, on observe des taches brunâtres, semblables à celles que nous avons décrites chez les espèces précédentes.

Les cerques, courts, ont la chétotaxie du *Sp. longicornis*, mais la grandeur relative des ex-soies apicales I diffère : la dorsale externe est en effet plus grande que l'interne. Les dorsales médianes ainsi que la soie terminale sont plus longues que chez *Sp. longicornis*. Les urogomphes atteignent à peine la moitié de la longueur du pygopode. Ce dernier porte 4 soies dorsales, et 6 ventrales.

La chétotaxie générale est donnée dans le tableau suivant; toutes les soies sont simples.

TABLEAU XV. — CHÉTOTAXIE.

Antrocharis querilhaci dispar.

CRANE			
Face dorsale.			
Soies		13	
Face ventrale : idem <i>Speonomus longicornis</i> .			
THORAX			
Sgts	PRO	MESO	META
Face dorsale.			
Soies :			
antérieures	4	3 + 3	3
médianes	2 + 1	0	0
latérales	2 + 1	2	2
basales	4	4	4
Face ventrale : idem <i>Speonomus delarouzei</i> .			
ABDOMEN			
Sgts	1-8		9
Face dorsale.			
Soies	3 + 3 + 2		0
Sgts	1	2-8	9
Face ventrale.			
Soies	1 + 4 + 1 soie impaire.	1 + 5	1 + 4 + 1 soie impaire.

PLANCHE XXII

Antrocharis querilhaci dispar.

FIG. 5. — *Maxille droite*. Face ventrale. $\times 145$.

FIG. 5'. — *Détail de la galea*. $\times 560$.

FIG. 6. — *Labium*. Face ventrale. $\times 145$.

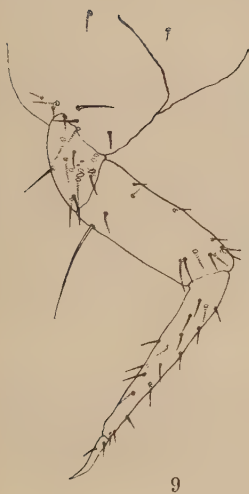
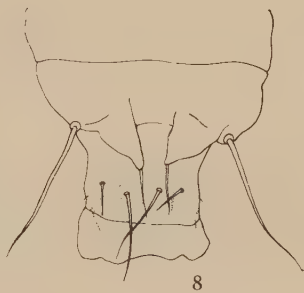
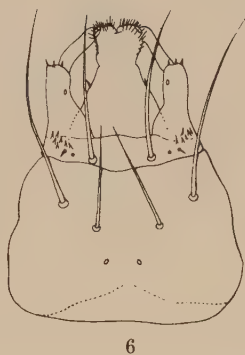
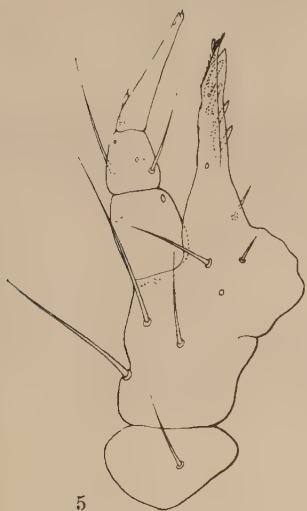
FIG. 7. — *Cerque gauche*. Face dorsale. $\times 145$.

FIG. 8. — *IX^e segment abdominal et pygopode*. Face dorsale. $\times 62$.

FIG. 9. — *Patte antérieure droite*.

FIG. 9'. — *Patte moyenne droite*.

FIG. 9''. — *Patte postérieure gauche*. $\times 76$.



CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES LARVES. DÉFINITION DU TYPE ÉVOLUÉ.

Le type *évolué*, rencontré pour la première fois avec la larve du *Speonomus longicornis*, et retrouvé chez les *Speonomus* des sections II et III (Pl. XX) de JEANNEL ainsi que l'*Antrocharis querilhaci*, se définit par la présence constante de *tous* les caractères suivants :

Grandes soies dorsales crânielles, thoraciques et abdominales *toujours simples*.

Mandibules symétriques.

Mola mandibulaire dépourvue de *rétinacle* et de *protheca*.

Dents molaires peu nombreuses et petites, parfois minuscules.

Galea à frange courte et réduite.

Pas de *paraglosses*.

Cerques très courts, uniarticulés (?).

Pattes à chétotaxie simplifiée.

3° *Formes intermédiaires.*

Entre les types *classique* et *évolué* se rangent des espèces dont les caractères procèdent de l'un et de l'autre. Elles jalonnent une évolution *morphologique* qui conduit au *Sp. longicornis*. On trouve au départ le *Troglodromus bucheti gaveti*, les *Isereus serullazi* et *colasi*. Bien qu'ayant un cycle évolutif *contracté*, ces larves restent morphologiquement très proches du *Sp. delarouzei*. Elles s'en éloignent par l'absence de *protheca*, les mandibules qui évoluent vers la symétrie et la réduction des cerques, déjà amorcée.

Viennent ensuite, dans l'ordre, *Royerella tarissani*, puis, très voisines, *Cytodromus dapsoides* et *Diaprysius serullazi*. Ici, les *rétinacles* et les *paraglosses* disparaissent; les cerques accentuent leur régression. Les soies composées subsistent chez *Royerella tarissani* et, à un moindre degré, chez *Cytodromus dapsoides*; le *Diaprysius serullazi* ne possède que des soies simples. Nous rappelons les cycles évolutifs larvaires : *contracté* chez *Royerella tarissani* et *Cytodromus dapsoides*; avec une mue, mais sans alimentation, chez *Diaprysius serullazi* (1).

1° *Description de la larve de Troglodromus bucheti gaveti S. C. D.*

— Comme toutes les suivantes, elle a l'aspect trapu des larves du type *Sp. longicornis*. Un seul stade larvaire : le stade I (Pl. XXIII et XXIV).

Taille : 3,5 mm.

(1) Signalons que, chez ces formes intermédiaires, la bande pigmentaire qui ceinture la base du troisième article des antennes est souvent à peine visible.



PLANCHE XXIII

*Troglodromus bucheti gaveti.*FIG. 1. — Larve *in toto*. Face dorsale.FIG. 2. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 208$.FIG. 3. — Labre. Face dorsale. $\times 208$.

FIG. 4. — Mandibule gauche. Face ventrale.

FIG. 4'. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 208$.

Les antennes ont une vésicule hyaline conique, très régulière, plus longue que le style incolore. La bande pigmentaire est pratiquement indécélable.

Le labre est convexe, légèrement saillant, avec des bords latéraux parallèles. Les sensilles coniques dorsales, épaisses et peu écartées, débordent largement le labre. Les ventrales, petites et rapprochées, restent cachées. Les soies marginales ventrales I (*smvI*), *extrêmement réduites*, sont plus courtes que les sensilles coniques dorsales, et très proches d'elles. Chez certains individus, elles disparaissent totalement.

L'épipharynx compte 17 à 18 papilles, en deux rangées latérales de 3 et une rangée transversale de 11 à 12.

Les mandibules, symétriques, ont une pointe fine, presque droite. On dénombre sur le bord masticateur de la mola, une douzaine de dents, longues, sinueuses, bien dessinées, un peu plus courtes et moins régulières à la mandibule gauche. On note sur chaque mandibule un *rétinacle* effilé avec, à la base, un bouquet de 3 ou 4 épines. *Pas de prostheca*. De nombreux plis transverses sillonnent les faces dorsales et ventrales de la mola. Dans la région postéro-latérale de la mandibule, on trouve quelques tubercules.

Les maxilles sont banales. Dents masticatrices de la lacinia (4 grosses + 2 petites) régulièrement distribuées ; crête de la galea richement ciliée, mais ne formant pas une frange aussi haute que chez *Sp. delarouzei*. L'organe digitiforme est court, cylindrique, arrondi à l'apex.

Le labium ne présente guère de particularités. Signalons seulement la présence de formations paraglossiennes bien visibles.

Les cerques dépassent le pygopode. Le premier article, épais, finement cilié, est orné de 8 soies simples, 5 médianes et 3 apicales, toutes de même taille, comme chez *Sp. delarouzei*. Le deuxième article, une fois et demie plus long que le premier, s'orne de cils courts et clair-semés.

PLANCHE XXIV

Troglodromus bucheti gaveti.

FIG. 5. — *Maxille gauche*. Face dorsale. $\times 208$.

FIG. 5'. — *Détail de la galea*. $\times 680$.

FIG. 6. — *Cerque gauche*. Face dorsale. $\times 208$.

FIG. 7. — *IX^e segment abdominal et pygopode*. Face dorsale. $\times 75$.

FIG. 8. — *Soie composée dorsale abdominale*. $\times 245$.



5



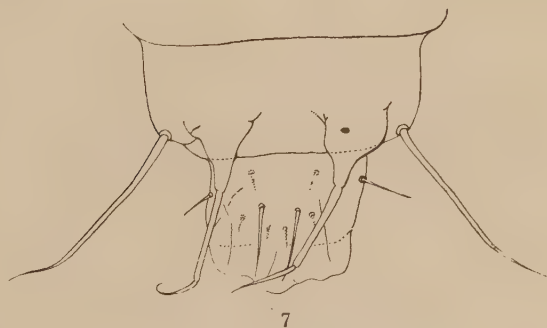
5'



8



6



7

La chétotaxie générale est donnée dans le tableau suivant :

TABLEAU XVI. — CHÉTOTAXIE

Troglodromus bucheti gaveti.

CRANE			
Face dorsale.			
Soies		13 (1)	
Face ventrale : idem <i>Speonomus longicornis</i> .			
THORAX			
Sgts	PRO	MESO	META
Face dorsale.			
Soies composées :			
antérieures	3	1	1
médianes	0	0	0
latérales	2	1	1
basales	4	4	3
Soies simples :			
antérieures	1	3	3
médianes	3	0	0
latérales	0	0	0
basales	0	0	1
Face ventrale : idem <i>Speonomus longicornis</i> .			
ABDOMEN			
Sgts	1-8		9
Face dorsale.			
Soies composées	3		0
Soies simples	5		0
Face ventrale : idem <i>Speonomus longicornis</i> .			
(1) 5 soies composées très fines et 6 simples.			

2° *Iserius serullazi* Fagn. et *colasi* Bonad. — Les larves sont très voisines du *Troglodromus bucheti gaveti* S. C. D. Nous en donnerons seulement les caractères essentiels. Un seul stade larvaire : le stade I (Pl. XXV et XXVI).

1° *Iserius serullazi* Fagn. — Taille : 4 à 5 mm.

Les antennes portent une vésicule hyaline effilée et des styles apicaux longs et fins. Bande pigmentaire peu visible.

Le labre est transverse, la base un peu étranglée. Sa marge antérieure présente une échancrure entre les sensilles coniques ventrales, qui sont minuscules et presque entièrement cachées. Les sensilles coniques

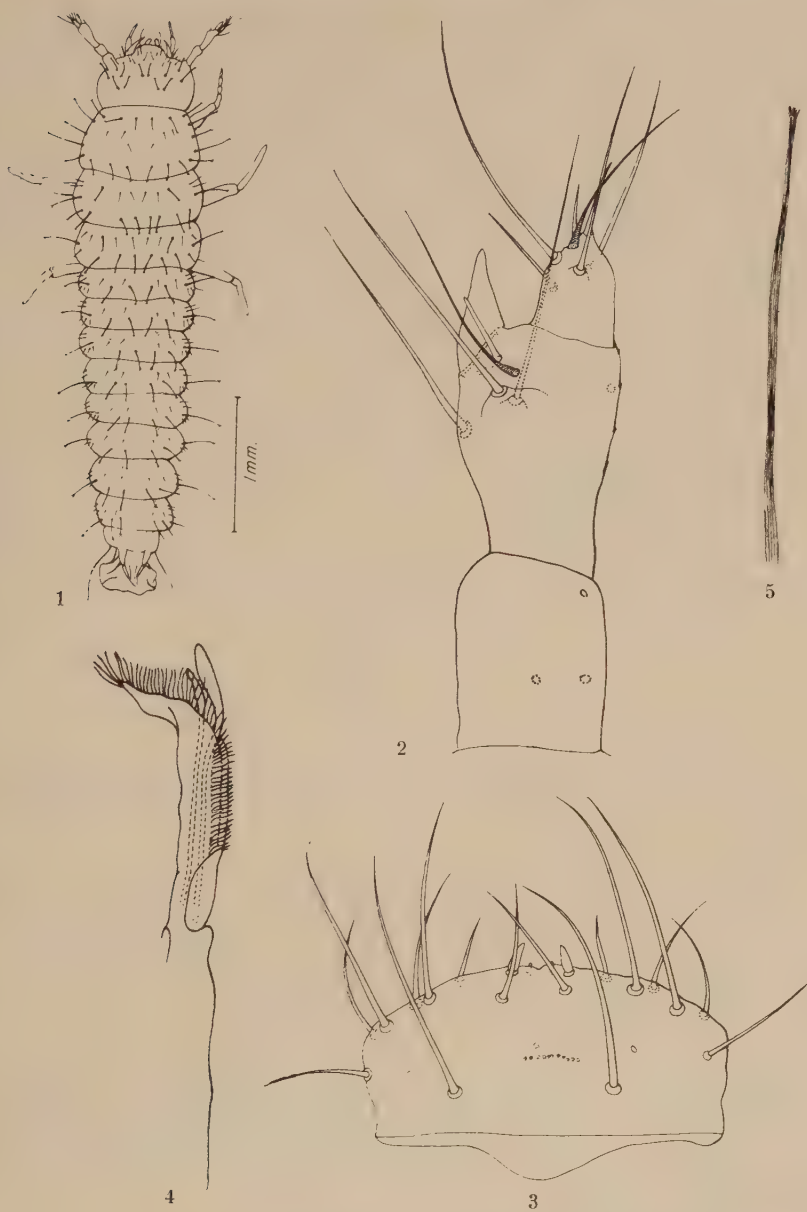


PLANCHE XXV

Isereus serullazi.

FIG. 1. — Larve *in toto*. Face dorsale.

FIG. 2. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 182$.

FIG. 3. — Labre. Face dorsale. $\times 208$.

FIG. 4. — Détail de la galea. $\times 680$.

FIG. 5. — Soie composée dorsale abdominale. $\times 245$.

dorsales s'insèrent en retrait. Les soies marginales ventrales I (*smvI*), par leur taille moyenne, offrent le meilleur caractère systématique.

L'épipharynx compte 16 à 19 papilles réparties en deux rangées latérales de 2 (parfois 3), et une transverse de 12 ou 13.

La pointe des *mandibules*, oblique, s'orne de crénelures peu marquées sur la dent terminale. La dent accessoire peut être bifide. La mola possède 9 à 11 dents, bien sculptées sur la mandibule droite, plus faiblement sur la gauche. Les épines de la base des *réтинacles* sont fines et peu nombreuses.

Les *maxilles* présentent une lacinia à dents longues et minces, aiguës. De la galea ciliée émergent deux tigelles, l'une renflée et coudée, l'autre acuminée. Les paraglosses sont bien visibles.

La *chétotaxie* générale est celle du *Trogloedromus bucheti gaveti*.

Les soies apicales du premier article des *cerques* sont plus longues que les médianes.

2° *L'Isereus colasi* Bonad. se distingue du *serullazi* par sa taille plus grande (5 mm). Les sensilles coniques du *labre* sont plus importantes et plus écartées.

Sur la marge externe de la pointe des *mandibules*, on note 2 denticules.

Chétotaxie générale semblable à celle du *Trogloedromus*.

3° *Royerella tarissani* Bedel. (1). — Un seul stade larvaire : le stade I. Avec cette espèce, on s'éloigne du type *classique* (Pl. XXVII et XXVIII).

Les *antennes*, déliées, le troisième article étiré, ont une forme caractéristique. La vésicule hyaline se rétrécit au tiers apical. Les soies sont fortes, très longues, les styles apicaux de grande taille, pointus, le terminal plus épais. Pas de bande pigmentaire (indécelable sur cet exemplaire).

Le *labre* est très particulier : transverse, presque en croissant. Les sensilles coniques le débordent de toute leur longueur. Elles présentent un développement extrême, *notamment les ventrales*, à peine plus courtes que les dorsales. Ces dernières sont un peu plus petites que les soies marginales ventrales I (*smvI*). On notera l'écartement important des sensilles coniques.

Les papilles de l'épipharynx se distribuent suivant deux rangées latérales de 2, et une transversale de 11 à 12.

Les *mandibules* ont une pointe courte, rectiligne. La dent accessoire s'insère au tiers supérieur. Les dents molaires sont fortement marquées, sinueuses, et au nombre de 11 à 12 (plus longues à la mandibule droite qu'à la gauche). Les *réтинacles* semblent avoir disparu. A leur place, on

(1) Description d'après une mue larvaire.



PLANCHE XXVI

Isereus serullazi.

FIG. 6. — Mandibule gauche. Face ventrale.

FIG. 6'. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 182$.FIG. 7. — Labium. Face dorsale. $\times 182$.FIG. 8. — Cerque droit. Face dorsale. $\times 145$.FIG. 9. — IX^e segment abdominal et pygopode. Face dorsale. $\times 82$.



PLANCHE XXVII
Royerella tarissani.

- FIG. 1. — Antenne droite. Face dorsale. $\times 145$.
 FIG. 2. — Labre. Face dorsale. $\times 145$.
 FIG. 2'. — Détail des sensilles coniques du labre. Face dorsale. $\times 410$.
 FIG. 3. — Mandibule droite. Face dorsale.
 FIG. 3'. — Mandibule gauche. Face ventrale. $\times 145$.
 FIG. 3''. — Détail de la mola de la mandibule gauche. Face ventrale. $\times 415$.



PLANCHE XXVIII

*Royerella tarissani.*FIG. 4. — *Maxille droite. Face dorsale.* $\times 145$.FIG. 4'. — *Détail de la galea et lacinia.* $\times 415$.FIG. 5. — *Cerque droit. Face dorsale.* $\times 145$.

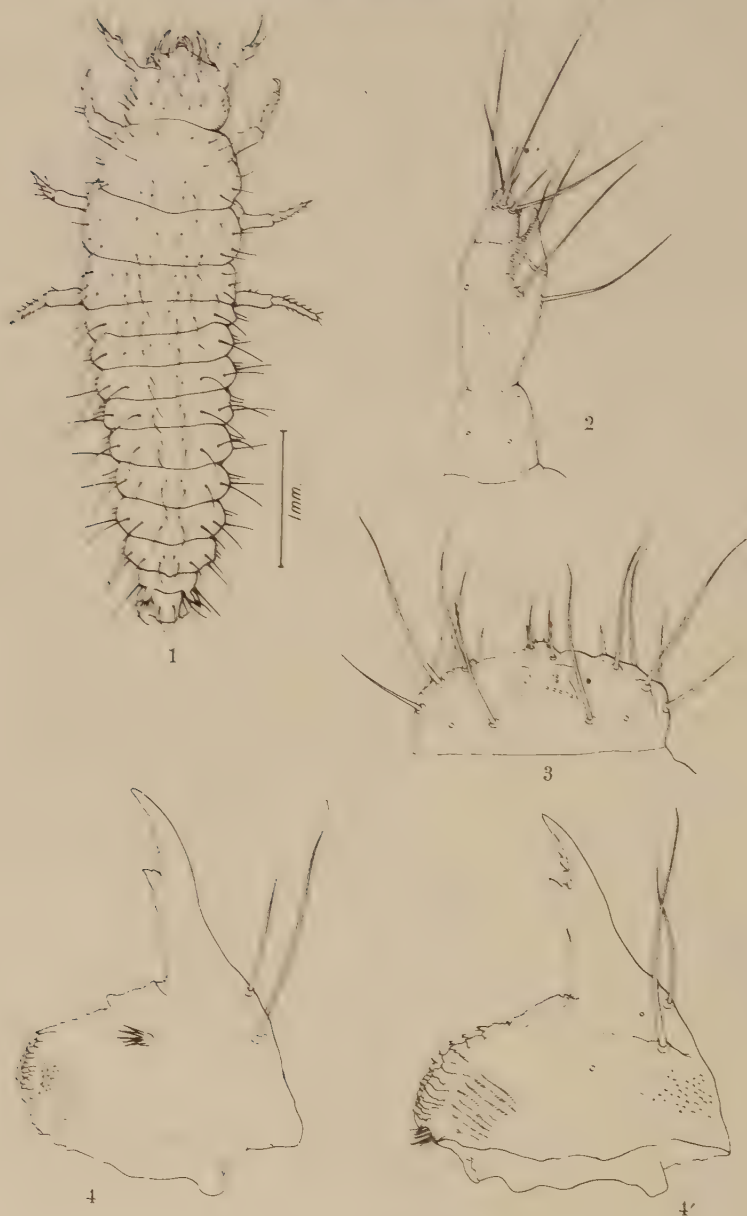


PLANCHE XXIX

Cytodromus dapsoides.FIG. 1. — Larve *in toto*. Face dorsale.FIG. 2. — Antenne gauche. Face dorsale. $\times 116$.FIG. 3. — Labre. Face dorsale. $\times 145$.

FIG. 4. — Mandibule gauche. Face ventrale.

FIG. 4'. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 145$.

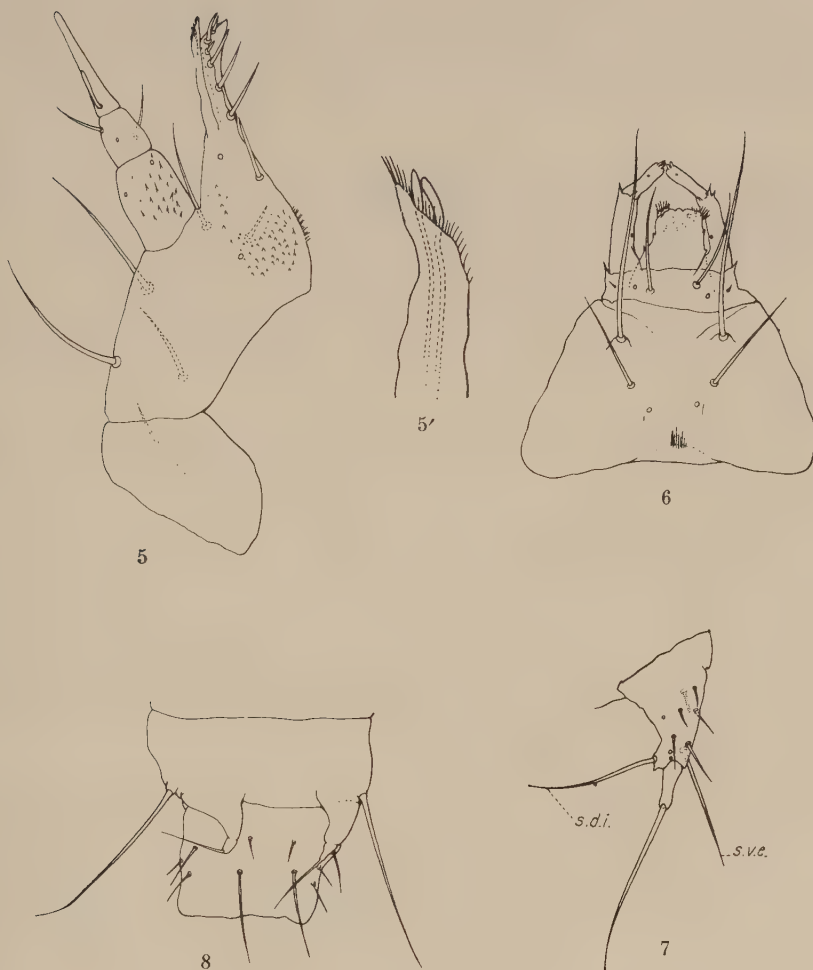


PLANCHE XXX

Cytodromus dapsoides.

FIG. 5. — *Maxille gauche*. Face dorsale. $\times 145$.

FIG. 5'. — *Détail de la galea*. $\times 680$.

FIG. 6. — *Labium*. Face ventrale. $\times 145$.

FIG. 7. — *Cercue droit*. Face dorsale. $\times 145$. *s. v. e.*, soie ventrale externe; *s. d. i.*, soie dorsale interne.

FIG. 8. — *IX^e segment abdominal et pygopode*. Face dorsale. $\times 62$.

observe des formations chitineuses qui en représentent peut-être des vestiges. Sur la mandibule droite, celles-ci ont l'aspect d'un tubercule abruptement effilé au sommet; sur la gauche, d'une saillie obtuse dont la base s'orne d'épines, comme pour les *réтинacles* vrais. *Pas de prostheca*.

Les *maxilles* portent, entre le groupe des longues dents de la lacinia et la soie basale, sur le bord masticateur du stipe, de nombreux petits denticules. La galea se termine par une crête de cils ras, peu fournie, d'où sortent deux tigelles légèrement renflées au sommet.

Nous n'avons pas observé de *paraglosses*.

Sur la face dorsale du corps, la larve présente de grandes soies composées. Elles sont extrêmement fines et coiffées d'une minuscule couronne ciliée.

Le deuxième article des *cerques* se raccourcit; il égale le premier. Les soies de l'article I sont moyennes, seule l'apicale ventrale s'allonge (= 2 fois les autres).

4° *Cytodromus dapsoïdes* Ab. — Avec le *Cytodromus* on se rapproche du type *évolué* (Pl. XXIX et XXX).

Taille : 4 mm.

Les *antennes* possèdent une grosse vésicule hyaline épaisse, rétrécie dans sa moitié terminale. Les soies prennent un très grand développement. Les styles apicaux, épais, aigus, ont une longueur moyenne. *Pas de bande pigmentaire visible*.

Le *labre* est étroit. Sa marge antérieure, à faible courbure, sinueuse, fait saillie à sa partie médiane, au niveau des sensilles coniques, formant une sorte de « *nasal* ». Les sensilles coniques dorsales, hautes et épaisses, s'implantent sur le bord même du labre. Les ventrales, minuscules, le dépassent à peine. Toutes les sensilles coniques se rassemblent étroitement sur le « *nasal* ». Les soies marginales ventrales (*smvI*), épaisses et courtes, sont à peine plus longues que les sensilles coniques dorsales; elles s'en écartent *très largement*. Ce caractère est spécifique.

L'épipharynx compte 15 à 16 papilles : une rangée transverse de 9 à 10, deux latérales de 3.

Les *mandibules* ont une pointe subrectiligne, un peu incurvée à l'apex. La dent terminale, légèrement crénelée, s'accompagne d'une dent accessoire émoussée et bifide. La mola, massive, porte de 10 à 12 petites dents, plus longues à la mandibule droite. *Pas de prostheca ni de réтинacles*. Occupant la position de ces derniers, on trouve, sur la mandibule droite une protubérance mucronée et un vestige (?) analogue à la mandibule gauche, sous la forme d'un ressaut cuticulaire sinueux. Signalons l'absence d'épines à leur base.

Les dents de la lacinia, très effilées, sont parfois au nombre de 5.

La galea se termine par une crête maigrement ciliée. L'organe digitif est long et mince.

La ligula, courte et élargie à la base, ne présente pas de formations paraglossiennes visibles.

Les grandes soies dorsales ont leur extrémité renflée en fer de lance; les petites sont aiguës.

Les cerques, plus courts que le pygopode, sont nettement biarticulés. La taille du deuxième article diminue : à peine la moitié du premier. Parmi les soies apicales du premier article, signalons l'ampleur de la dorsale interne (*sdi*), et de la ventrale externe (*sve*).

La chétotaxie générale est donnée dans le tableau suivant :

TABLEAU XVII. — CHÉTOTAXIE (1)

Cytodromus dapsoïdes.

CRANE

Face dorsale.

Soies

13

Face ventrale : idem *Speonomus longicornis*.

THORAX

Sgts

PRO

MESO

META

Face dorsale.

Soies :

antérieures	4 (1 s + 3 c)
médianes	2 ? (s)
latérales	2 + 1 (2 c + 1 s)
basales	4 (c)

3 ? (s)
0
1 (c)
4 (c)

3 ? (s)
0
1 (c)
4 (c)

Face ventrale : idem *Speonomus longicornis*.

ABDOMEN : idem *Speonomus longicornis*.

(1) Les soies sont simples. Celles de la face dorsale du thorax et de l'abdomen ont leur extrémité terminée en fer de lance.

Légende : s : simple; c : composée, type fer de lance.

5° *Diaprysius serullazi serullazi* Peyer. — Parmi les formes intermédiaires étudiées, nous avons classé *Diaprysius serullazi* au sommet de l'échelle. En fait, cette place résulte des critères choisis, notamment l'absence de *réтинacles* et de soies composées. Car, par d'autres caractères — la galea et les cerques, par exemple —, il se situe avant *Royerella*. Par ailleurs, *Diaprysius serullazi* occupe une position à part,

avec ses 2 stades larvaires, sans phase alimentaire. On observera que le deuxième stade est *plus simple* que son homologue dans le type classique (Pl. XXXI à XXXIV).

Nous donnerons une description détaillée des larves I et II.

STADE I. — Taille : 3,3 à 3,5 mm.

Les antennes sont massives. La vésicule hyaline, relativement mince, n'arrive qu'à la moitié de la longueur de l'article III. Le style incolore est plus court que la vésicule hyaline. Pas de bande pigmentaire visible. Le style terminal dépasse légèrement le latéral.

Le labre rectangulaire, aux angles arrondis, présente une marge antérieure lisse, faiblement surélevée dans sa partie médiane. Les sensilles coniques dorsales, hautes et pointues, s'insèrent sur le bord même du labre. Les ventrales, beaucoup plus courtes, mais encore importantes, restent dégagées. Les écarts entre les sensilles sont faibles. Les soies marginales ventrales I (*smvI*), une fois et demie plus longues que les sensilles coniques ventrales, atteignent à *peine* la moitié des sensilles dorsales. Ce caractère permet de reconnaître immédiatement une larve de *Diaprysius serullazi*.

L'épipharynx compte 12 papilles : 2 rangées latérales de 3, et une transversale de 6.

Les mandibules, par leur forme trapue, se rapprochent de celles du *Speonomus delarouzei*. La pointe brève, à peine arquée, comprend une dent terminale épaisse, crénelée, et une dent accessoire acérée. La mola très développée, porte 6 à 8 dents, bien individualisées. *Pas de prostheca*. Les *retinacles* ont disparu. On trouve à sa place un denticule à peine différencié (1). Les épines de la fossette sensorielle sont épaisses et nombreuses; les plis transverses nettement dessinés.

La ciliature de la galea est assez fournie.

Pas de paraglosses visibles.

(1) On observe une formation analogue chez le *Speonomus hydrophilus normandi*.

PLANCHE XXXI

Diaprysius serullazi serullazi. Stade I.

FIG. 1. — Larve *in toto*. Face dorsale. Echelle : 1 mm.

FIG. 2. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 208$.

FIG. 3. — Labre. Face dorsale. $\times 208$.

FIG. 4. — Mandibule gauche. Face ventrale.

FIG. 4'. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 208$.

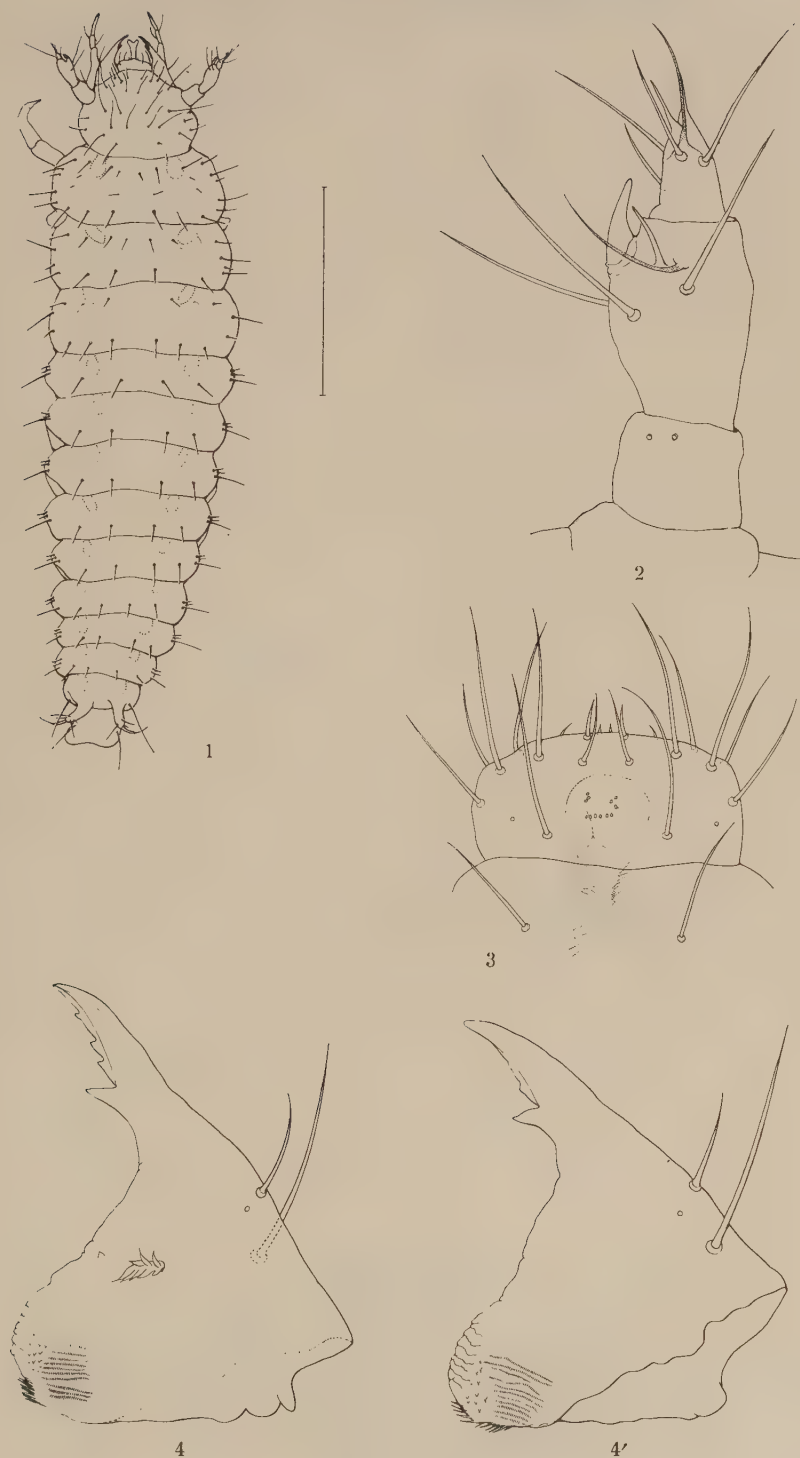


PLANCHE XXXI

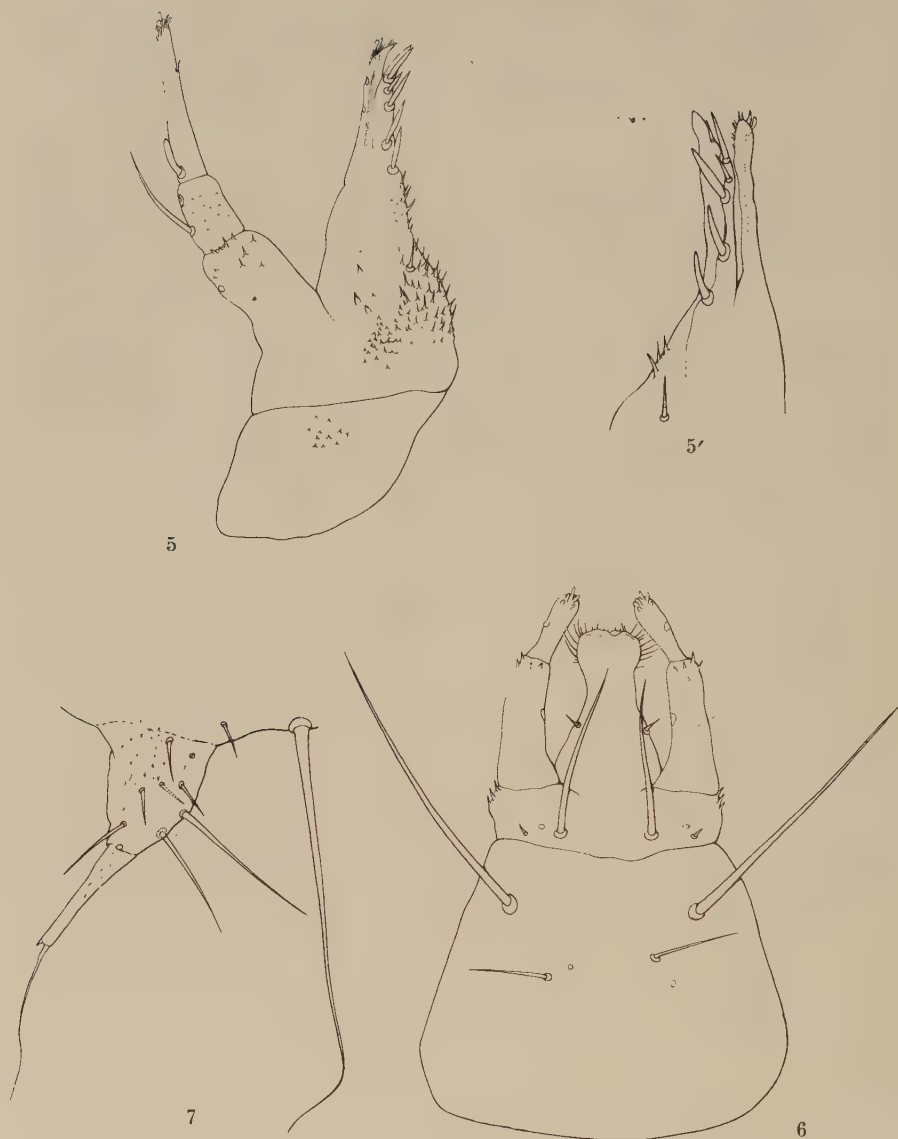


PLANCHE XXXII

Diaprysius serullazi serullazi. Stade I.FIG. 5. — *Maxille gauche*. Face dorsale. $\times 208$.FIG. 5'. — *Galea et lacinia de la maxille droite*. Face dorsale. Détail. $\times 294$.FIG. 6. — *Labium*. Face ventrale. $\times 260$.FIG. 7. — *Cercue droit*. Face dorsale. $\times 208$.

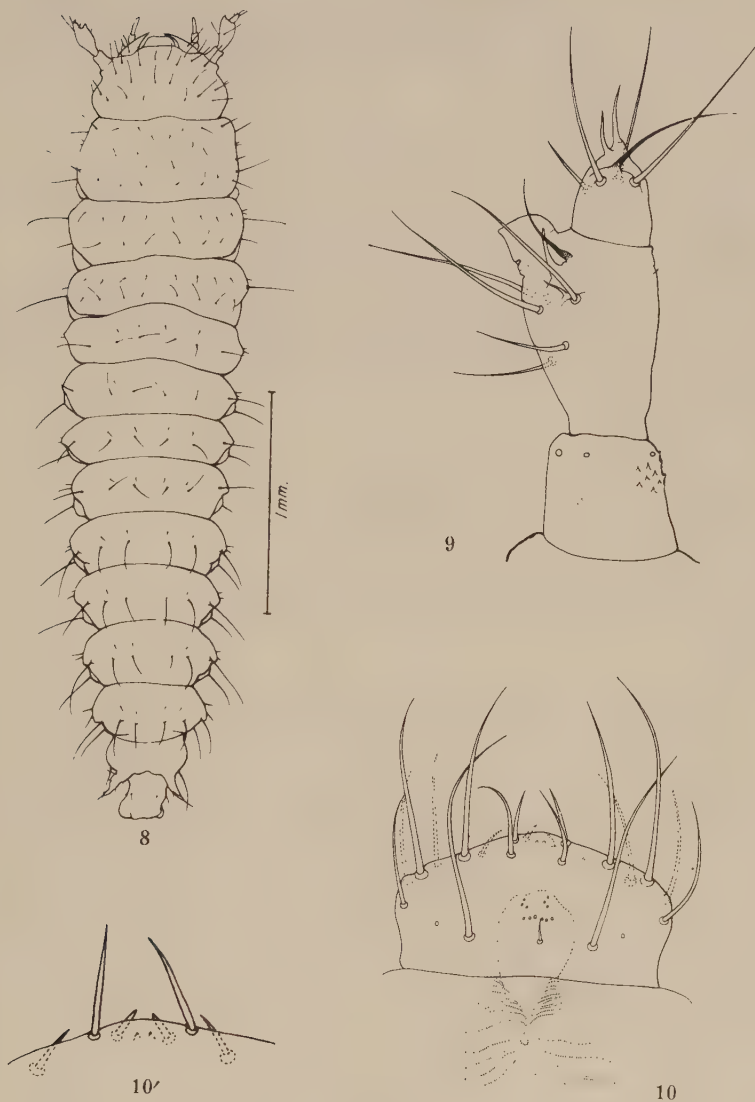


PLANCHE XXXIII

Diaprysius serullazi serullazi. Stade II.FIG. 8. — Larve *in toto*. Face dorsale.FIG. 9. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 208$.FIG. 10. — Labre. Face dorsale. $\times 208$.FIG. 10'. — Détail des sensilles coniques. Face dorsale. $\times 392$.

Les cerques, aussi longs que le pygopode, se composent de deux articles de même taille, portant quelques cils clairsemés. Les soies apicales du premier article, en particulier la dorsale externe, conservent un fort développement.

STADE II. — Pas de différence sensible dans la taille.

a) La larve présente, en commun avec celle du *Speonomus delarouzei* du stade II, les caractères suivants :

Raccourcissement et épaississement de la vésicule hyaline.

Raccourcissement du style incolore du deuxième article antennaire, et naissance d'un nouveau style incolore aigu et très court.

Apparition, sur ce même article, de deux soies basales (une ventrale et une dorsale).

Pointes des mandibules assez fortes et légèrement dissymétriques.

b) Elle en diffère par certains points de chétotaxie :

Antennes : absence de soie sur l'article I.

Labre : une seule soie discale, quelquefois absente.

Labium : *Gulamantum* et *mentum* identiques au stade I. Pas de paraglosses.

c) Elle possède, en propre, les caractères suivants :

La *vésicule hyaline* prend une forme typique, en bec-de-perroquet.

Le *labre* devient pentagonal. Les bords latéraux, fortement convexes, se rétrécissent au niveau des soies marginales dorsales III. Les sensilles coniques dorsales ont encore plus d'ampleur qu'au stade I. Les ventrales, insérées très en retrait, disparaissent complètement sous le bord du labre; leur écartement reste faible. Les soies marginales ventrales I (*smvI*), un peu plus longues qu'au stade I, demeurent extrêmement courtes (= à la moitié des sensilles coniques dorsales); elles sont aux trois quarts cachées sous le labre. Comme pour le stade I, ces caractères définissent bien l'espèce.

Les dents de la mola mandibulaire sont plus petites et moins marquées qu'au premier stade. On compte 3 soies dorsales (2 au stade I).

Les dents masticatrices de la lacinia s'émousent et s'épaississent.

Les *cerques* ont une ciliature plus fournie. Le deuxième article est un peu plus petit que le premier.

Toutes les soies sont simples. Cependant, il convient de signaler qu'au stade II *certaines* soies dorsales du thorax et de l'abdomen, tout en restant simples, deviennent, à l'apex, bifides, trifides, multifides même (1).

(1) Nous avons observé, en corrélation avec une température d'élevage élevée, l'apparition de telles soies chez *Iserius serullazi* et *Speonomus diecki*.

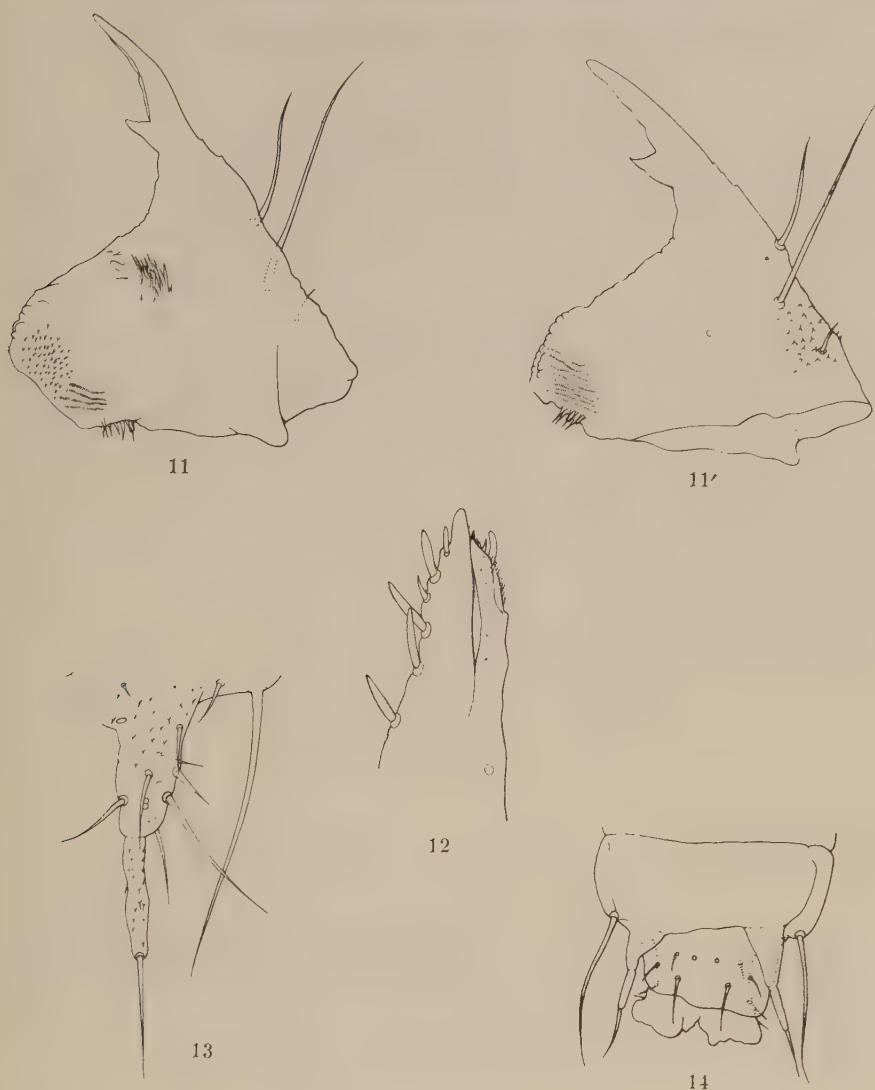


PLANCHE XXXIV

Diaprysius serullazi serullazi. Stade II.FIG. 11. — *Mandibule gauche*. Face ventrale.FIG. 11'. — *Mandibule droite*. Face dorsale. $\times 208$.FIG. 12. — *Galea et lacinia de la maxille droite*. Détail. $\times 294$.FIG. 13. — *Cercue droit*. Face dorsale. $\times 208$.FIG. 14. — *IX^e segment abdominal et pygopode*. Face dorsale. $\times 75$.

La chétotaxie générale est donnée dans le tableau ci-dessous :

TABLEAU XVIII. — CHÉTOTAXIE (1)
Diaprysius serullazi serullazi (Stades I et II).

CRANE			
Face dorsale.			
Soies			13
Face ventrale : idem <i>Speonomus longicornis</i> .			
THORAX			
Sgts	PRO	MESO	META
Face dorsale.			
Soies :			
antérieures	4	4	4
médianes	3	0	0
latérales	2 + 1	1	1
basales	4	4	4
Face ventrale : idem <i>Speonomus longicornis</i> .			
ABDOMEN			
Faces dorsale et ventrale : idem <i>Speonomus longicornis</i> .			
(1) Toutes les soies sont simples.			

La division naturelle des *Euryscapes* en 2 types fondamentaux — classique et évolué, avec formes intermédiaires — peut-elle être étendue à l'ensemble de la sous-famille des *Bathysciinae* ? On observera simplement qu'elle reste acceptable pour les rares larves connues, car la documentation est trop succincte pour une réponse sûre.

II. — GROUPE DES THÉLÉOMORPHES (Divisions II et III)

Aucune larve de la division II n'est connue.

Dans l'autre division, on a décrit trois espèces du genre *Neobathyscia* Müll., et deux du genre *Speonesiotes* Jeann.

Quatre de ces espèces — les trois *Neobathyscia* et le *Speonesiotes narentinus* — rentrent dans le type classique. La cinquième, le *Sp. paganettii*, s'en éloigne. En effet, les soies composées demeurent, les *réti-nacles* et la *prostheca* ont disparu. D'après la diagnose, cette larve s'inscrirait parmi les formes intermédiaires.

1° *Type classique.*

1° *Genre Neobathyscia Müll.* — Les travaux de BRASAVOLA DE MASSA, sur les larves de *Neobathyscia antrorum* Dod. et *N. roboretana* Müll., révèlent le caractère classique de ces larves. Dans la note sur *N. fabianii* Dod. (1931), l'auteur ne traite que des caractères spécifiques du labre. Nous rappellerons l'essentiel de la description qu'a donnée PAULIAN de *N. fabianii*, en 1941.

« Antennes insérées contre la base des mandibules. *Urogomphes* deux fois plus longs que le pseudopode anal; de deux articles, le premier deux fois et demie plus court que le deuxième, celui-ci finement, peu densément et assez longuement cilié, les cils verticillés. *Labre* articulé, transverse, sinué sur sa marge antérieure. Mandibules fortes, larges, avec 4 dents bien isolées et aiguës à l'apex. Mandibule droite avec une *prostheca* fine, simple, un *réтинacle* obtus mais bien saillant et une quinzaine de dents bien marquées sur le lobe molaire; mandibule gauche sans *réтинacle* mais avec une *prostheca* et un lobe molaire. Maxilles à *lacinia* assez longues, crochet terminal fort; *galea* bifrangée. Ligule longue, très saillante, de peu plus longue que le premier article du palpe, un peu rétrécie avant l'apex, puis élargie en courbe à l'apex où elle porte un chevelu de styles hyalins assez courts.

« Macrochètes cupuliformes mais très longs et très grêles, courtement élargis dans la région apicale. »

2° *Genre Speonesiotes Jeann.* — Résumé des caractères de la larve de *Sp. narentinus* Mill. donnés par PAULIAN.

« Macrochètes cupuliformes très longs et grêles.

« Labre transverse, saillant au milieu en lobe arrondi. Antennes longues et grêles insérées à la base des mandibules. Mandibules fortes, identiques, à *mola* large, portant une quinzaine de plis, *réтинacle* fort, distalement au réтинacle une *prostheca* simple et molle. Apex de la mandibule quadridenté. *Lacinia* très grêle; double frange galéaire. *Labium* à ligule très longue, un peu élargie à l'apex où elle est lobée. Premier article des *urogomphes* égal à la moitié du pseudopode anal; second article quatre fois plus long que le premier, à peine pubescent, avec une petite soie. »

2° *Formes intermédiaires.*

Speonesiotes paganettii Ganglb. — Nous transcrivons la diagnose de L. WEBER (1902), rapportée par JEANNEL (1911), en soulignant les traits caractéristiques.

« Forme allongée, avec la tête un peu plus étroite que le prothorax, les antennes courtes et épaisses, les pattes et les *cerques courts*. Les

soies cupuliformes sont élargies au sommet. Les mandibules sont épaisses, leur bord externe est régulier. La mola porte 15 plis transversaux et il n'existe pas trace de rétinacle ni de dent en avant de la mola. Les maxilles semblent, d'après la figure 3 de L. WEBER, être bien plus grêles que celles des *Euryscapès*. »

III. — GROUPE DES BRACHYSCAPES (*Divisions IV et V*)

Division IV : aucune donnée.

Dans la division V, seul était connu le représentant d'un phylum assez primitif : *Hohenwartia freyeri* Mill. (ou *robici* Ganglb.). Nos recherches permettent d'ajouter aujourd'hui le *Leptodirus hohenwarti hohenwarti* Schm. que les systématiciens, au contraire, classent parmi les espèces les plus évoluées de la sous-famille.

La larve d'*Hohenwartia freyeri* serait du type classique; celle du *Leptodirus hohenwarti* est du type évolué (1).

1° Type classique.

Hohenwartia (= *Ceuthmonocharis* Jeann. 1911) *freyeri* Mill. (ou *robici* Ganglb.). — Larve décrite et figurée par L. WEBER (1899, p. 1, pl. I, fig. 1-6). JEANNEL (1911) en rappelle la diagnose :

« Forme allongée, avec la tête un peu plus étroite que le prothorax, les antennes grêles et allongées, aussi longues que le front, les pattes et les cerques longs. Les soies cupuliformes sont très fines et très longues. » Il ajoute les commentaires suivants : « L'auteur ne parle pas de la structure de la mola des mandibules ni des rétinacles, s'il en existe. La figure, assez sommaire, ne permet pas de compléter le texte sur ce point. De même pour les maxilles dont la galea n'est même pas mentionnée.

Les cerques sont formés de deux articles dont le second est multi-annelé.

En somme, pour que la description de L. WEBER devienne utilisable, il faudrait qu'elle soit complétée quant aux pièces buccales.

Ethologie. — Un exemplaire de cette larve a été trouvé dans la *Dolga jama*, en Carniole. »

2° Type évolué.

Leptodirus hohenwarti hohenwarti Schm. — Nous ne connaissons que le stade I, obtenu en élevage (Pl. XXXV à XXXVIII).

Taille : 6 mm.

(1) Les cerques ont totalement disparu.

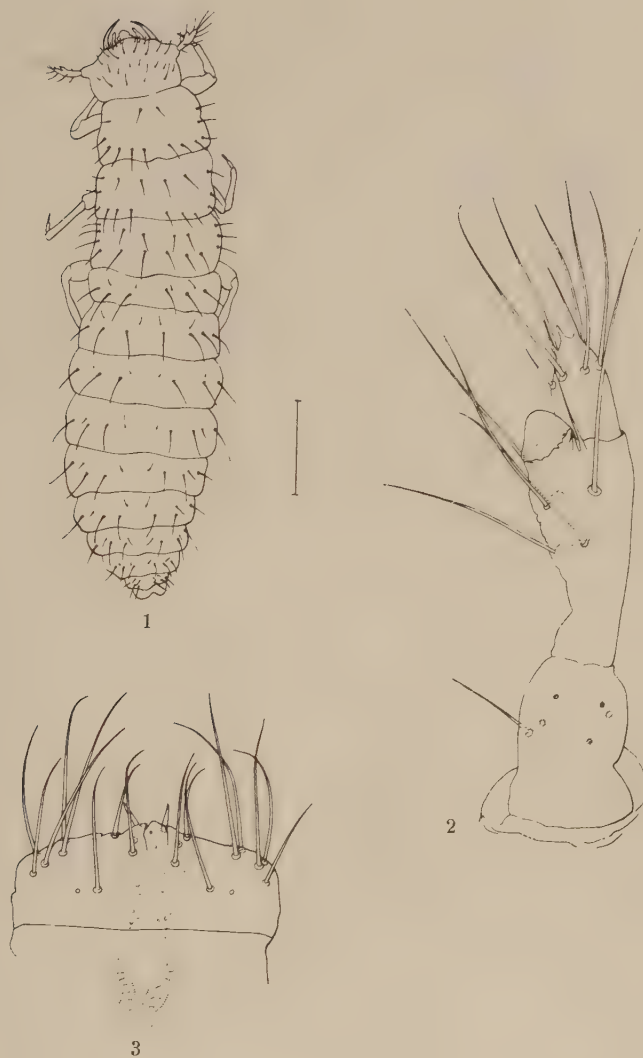


PLANCHE XXXV

*Leptodirus hohenwarti hohenwarti.*FIG. 1. — Larve *in toto*. Face dorsale. Echelle : 1 mm.FIG. 2. — Antenne gauche. Face ventrale. $\times 116$.FIG. 3. — Labre. Face dorsale. $\times 116$.

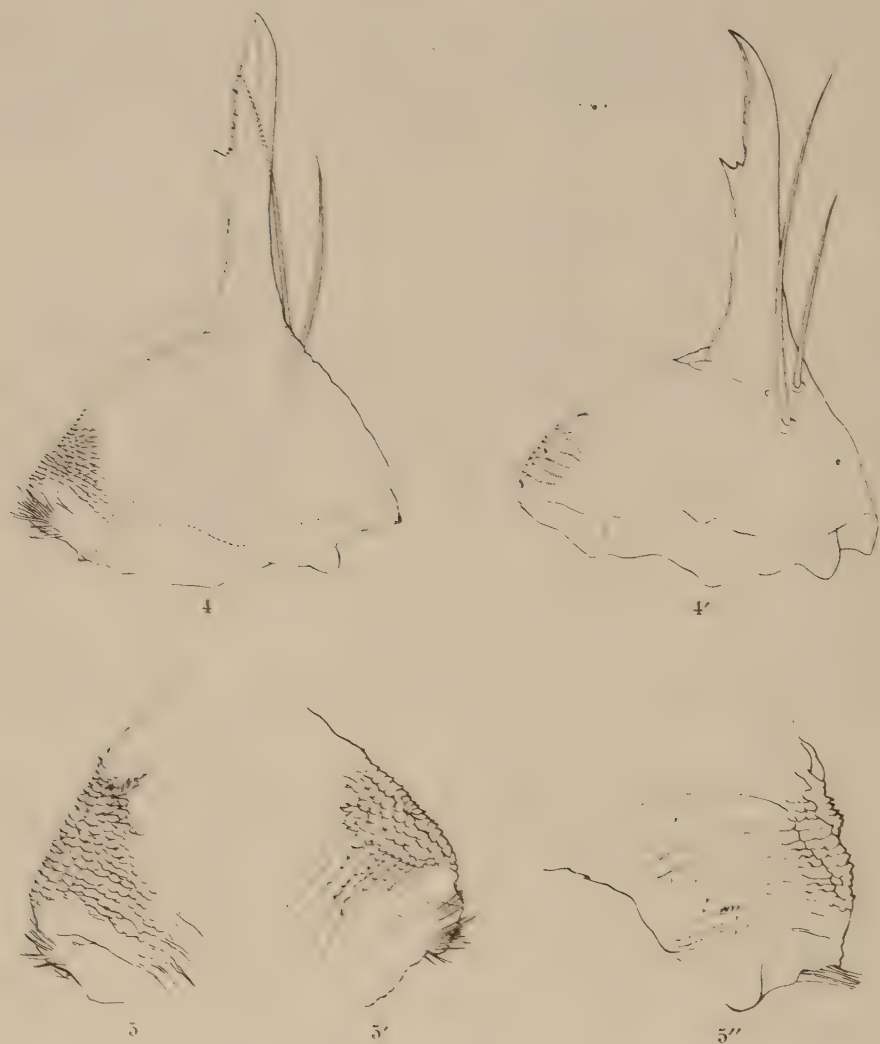


PLANCHE XXXVI

Leptodirus hohenwarti hohenwarti.

- FIG. 4. — Mandibule gauche. Face ventrale.
 FIG. 4'. — Mandibule droite. Face dorsale. $\times 145$.
 FIG. 5. — Détail de la mola. Face ventrale. Mandibule gauche.
 FIG. 5'. — Mandibule droite. $\times 260$.
 FIG. 5''. — Face dorsale. Mandibule gauche. $\times 260$.



PLANCHE XXXVII

*Leptodirus hohenwarti hohenwarti.*FIG. 6. — *Maxille droite. Face dorsale.* $\times 116$.FIG. 6'. — *Galea et lacinia de la maxille gauche. Détail. Face ventrale.* $\times 440$.FIG. 7. — *Labium. Face ventrale.* $\times 116$.

Généralités. — D'un blanc laiteux, complètement dépigmentée sauf la pointe des mandibules et les *tarsunguli*, la larve, très riche en matières de réserves, a l'allure replette des *Bathysciinæ* évolués. Ce caractère est encore accentué par l'absence de cerques. Elle possède une toute petite tête — sa longueur égale le $1/8$ du corps —, sans yeux ni ocelles. Toutes les soies sont simples.

Les antennes sont grêles de taille moyenne. L'article I, glabre, porte une courte soie latéro-dorsale interne et 5 pores : 3 dorsaux et 2 ventraux. L'article II présente 2 grandes soies médianes sur la face dorsale, et sur la ventrale 3 très longs macrochètes : 2 latéraux internes et un médian (1). La vésicule hyaline, papilliforme, s'implante dans la région sommitale. L'homologue du style pigmenté des *Euryscapes* est ici incolore; il possède un filament terminal raide, relativement court. L'autre style, de forme simple, est bref. Un pore dorsal existe sur la marge externe. Pas de pubescence. L'article III a une chétotaxie originale. Au lieu des 4 soies habituelles, on en observe 6 : 3 ventrales, 2 dorsales, plus une petite latéro-interne. Comme pour l'article II, on assiste au remplacement du style long et pigmenté, par un style court et incolore. Les styles apicaux sont très inégaux. Pas de bande pigmentaire.

Le labre est étroit, rectangulaire. Sa marge antérieure, un peu sinueuse, arrondie aux angles, proémine légèrement dans sa partie médiane. Les bords latéraux sont droits.

La chétotaxie pose un problème : qui, des sensilles coniques dorsales ou des soies marginales ventrales I (*smvI*), a disparu ? L'analyse conduit à admettre la perte de ces dernières. En effet, par l'insertion — dorsale —, la forme, la position relative aux soies dorsales, l'écartement par rapport aux ventrales, les éléments qui subsistent correspondent aux sensilles coniques. On rappellera, par ailleurs, le caractère labile des soies *smv I* (*Troglodromus* et *Diaprysius*).

Les sensilles coniques sont remarquables par leur taille — en particulier les dorsales — et leur grand écartement. Les dorsales, très effilées à l'apex, ont un aspect caractéristique. Les ventrales, séparées par une échancrure, sont fortes. Les sensilles s'insèrent sur le bord même du labre. On observe 4 pores : 2 sur la ligne médiane qui aboutit à l'échancrure et 2 autres, plus gros, de part et d'autre de cette ligne.

L'épipharynx montre 2 groupes pairs de pores : un supérieur de 6, en ligne, et un inférieur de 6 également, mais en triangle; ces derniers plus petits.

Les mandibules se caractérisent par la finesse de leur pointe, longue et droite, et par leur base en forme de calotte sphérique. La dent terminale, aplatie, à peine courbée, s'orne de nombreuses crénelures entre

(1) Remarquons que cette chétotaxie correspond au stade II des larves classiques.

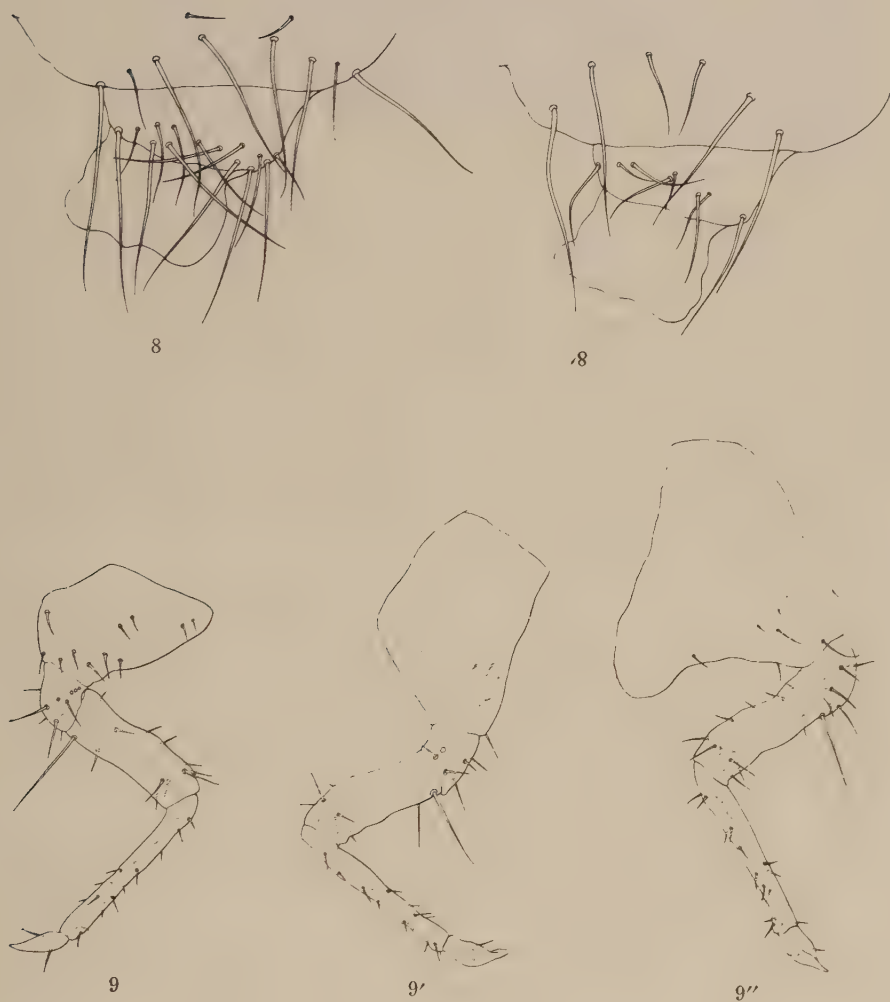


PLANCHE XXXVIII

*Leptodirus hohenwarti hohenwarti.*FIG. 8. — VIII^e et IX^e segments abdominaux. Face dorsale.FIG. 8'. — Face ventrale. $\times 52$.

FIG. 9. — Patte antérieure droite.

FIG. 9'. — Patte moyenne gauche.

FIG. 9''. — Patte postérieure gauche. $\times 37$.

l'apex et la dent accessoire; celle-ci est petite, acérée, denticulée à sa naissance. La *mola* présente, sur son bord masticateur, 4 à 5 rangs de 15 à 20 dents épaisses, mieux marquées sur la face ventrale, accompagnées de quelques épines. Les plis transverses sont nombreux. Pas de *protheca*. Pas de *rétinacles*, ou de formations chitineuses relictives. Les mandibules droite et gauche, à part peut-être la distribution des denticules molaires, sont identiques. On notera l'absence de la *fossette sensorielle ventrale*.

Les *maxilles* sont remarquables par le brusque rétrécissement du stipe dans sa partie distale. La *lacinia* s'élargit fortement au sommet où elle forme une lame éperonnée. On compte 6 dents masticatrices, régulièrement espacées. Les 3 premières sont longues et flamboyantes, les suivantes, courtes et épaisses, surtout l'apicale. La soie basale, mince, s'insère largement en retrait de la première dent masticatrice. Les épines dorsales du stipe et du palpe sont fines et nombreuses. La *galea*, cylindrique, se termine par une frange de cils peu fournie, au milieu de laquelle émergent à peine les têtes de deux longues tigelles, l'une acuminée, l'autre renflée en massue. Le palpe, élancé, porte un organe digitiforme épais à la base et coudé.

Le *labium*, dans ses grandes lignes, est analogue à celui des *Euryscapes*. Le *mentum* est large, subrectangulaire. La *lingula*, d'abord dilatée, s'amincit fortement dans sa partie médiane, puis se renfle à nouveau. On note deux grandes épines peu avant l'étranglement. L'apex se divise en deux lobes, largement séparés, revêtus de cils longs et d'épines; on aperçoit deux pores. Les palpes s'ornent de forts denticules au niveau des articulations, et de gros bâtonnets sensoriels au sommet. Nous n'avons pas observé de formations paraglossiennes.

On signalera qu'à part les antennes, la chétotaxie des appendices céphaliques correspond au stade I des *Euryscapes*.

Les *cerques* ont totalement disparu. Le IX^e segment abdominal présente de fortes soies dorsales, comme les segments 1 à 8.

La chétotaxie générale est donnée dans le tableau XIX.

L'examen de cette chétotaxie, fait à la loupe et sur un seul individu, n'a qu'une valeur approximative. Elle révèle une intéressante réduction du nombre des soies thoraciques dorsales.

Toutes les soies sont simples.

Caractère original, on notera la présence de soies dorsales sur le IX^e segment abdominal.

Nous n'avons pu étudier les faces ventrales du crâne et du thorax.

TABLEAU XIX. — CHÉTOTAXIE

Leptodirus hohenwarti hohenwarti (Stade I).

CRANE			
<i>Face dorsale.</i>			
Soies	13		
THORAX			
Sgts	PRO	MESO	META
<i>Face dorsale.</i>			
Soies :			
antérieures	1	2	2
médianes	?	0	0
latérales	2	2	2
basales	4	4	4
ABDOMEN			
Sgts	1-8	9	
<i>Face dorsale.</i>			
Soies	3 + 3	4 + 3	
<i>Face ventrale.</i>			
Soies	3	2 fortes + 1 impaire. 1 courte + 1 impaire.	
PATTES			
	I	II	III
Hanche	11	?	?
Trochanter	6 (3 d, 3 v)	6 (3 d, 3 v)	6 (3 d, 3 v)
Fémur	12 (3 d, 9 v)	12 (3 d, 9 v)	12 (3 d, 9 v)
Tibia	17 (7 d, 10 v)	15 (7 d, 8 v)	16 (7 d, 9 v)
Tarsungulus	2 (2 v)	2 (2 v)	2 (2 v)
N. B. Tous les chiffres correspondent à des paires de soies, exception faite pour les pattes et deux soies impaires de l'abdomen. d : dorsale; v : ventrale.			

Tableaux récapitulatifs.

On a résumé dans les tableaux XX, XXI, XXII et XXIII les caractères morphologiques des espèces étudiées, concernant respectivement les sensilles coniques ventrales et dorsales, les soies marginales ventrales I; les papilles de l'épipharynx; la mola mandibulaire et les cerques.

TABLEAU XX. — ECARTEMENTS DES SENSILLES CONIQUES VENTRALES ET DORSALES ET DES SOIES MARGINALES VENTRALES I

ESPÈCE	STADE	% SCV	% SCD	% SMVI
<i>Bathysciola schiödtei grandis</i>	I	10,6	17,5	42
	II	10,7	25	47
	III	10,6	21	31
<i>Speonomus delarouzei delarouzei</i> .	I	10,1	20	42
	II	9,5	19	42
<i>Speonomus infernus</i>	I	8,2	18	46
	II	9	18	51
<i>Bathysciella jeanneli</i>	I	9,5	20	50
	II	10,3	20	45,5
<i>Troglodromus bucheti gaveti</i>	I	5,5	16,8	35,5
<i>Iserius serullazi</i>	I	8	18,7	42,5
<i>Royerella tarissani</i>	I	12	25,7	53
<i>Cytodromus dapsoides</i>	I	4,5	10,5	53,5
<i>Diaprysius serullazi serullazi</i>	I	5,5	16,5	37,5
	II	7,5	18	37,8
<i>Speonomus longicornis longicornis</i> .	I	9,5	18,8	51
<i>Antrocharis querilhaci dispar</i>	I	10,2	25	54,5
<i>Leptodirus hohenwarti hohenwarti</i> .	I	12,5	29	Absentes.

% SCV : écartement (en pourcentage) des sensilles coniques ventrales par rapport à la largeur du labre.
 % SCD : écartement (en pourcentage) des sensilles coniques dorsales par rapport à la largeur du labre.
 % SMVI : écartement (en pourcentage) des soies marginales ventrales I par rapport à la largeur du labre.

TABLEAU XXI. — NOMBRE DES PAPILLES DE L'ÉPIPHARYNX

ESPÈCE	STADE	RANGÉE TRANSVERSALE	RANGÉE LATÉRALE (paires)
<i>Bathysciola schiödtei grandis</i>	I	8	2 à 3
	II	8	2 à 3
	III	8	2 à 3
<i>Speonomus delarouzei delarouzei</i> .	I	12 à 13	2 à 3
	II	12 à 13	2 à 3
<i>Speonomus infernus</i>	I	13 à 14	2 à 3
	II	13 à 14	2 à 3
<i>Bathysciella jeanneli</i>	I	14	3
	II	14	3
<i>Speonomus longicornis longicornis</i> .	I	12	2
<i>Antrocharis querilhaci dispar</i>	I	10	3
<i>Troglodromus bucheti gaveti</i>	I	11 à 12	3
<i>Iserius serullazi</i>	I	12 à 13	2
<i>Royerella tarissani</i>	I	11 à 12	2
<i>Cytodromus dapsoides</i>	I	9 à 10	3
<i>Diaprysius serullazi serullazi</i>	I	6	3
	II	6	3
<i>Leptodirus hohenwarti hohenwarti</i> .	I	6	6

TABLEAU XXII. — MOLA MANDIBULAIRE

Nombre de dents Dts. Forme du rétinacle Rt. (bf : bifide; tf : trifide; s. : simple; abs. : absent). Nombre d'épines au rétinacle Ep. Prostheca Pr. (pr. : présente; abs. : absente).

ESPÈCE	STADE	MANDIBULE DROITE				MANDIBULE GAUCHE			
		Dts	Rt	Ep	Pr	Dts	Rt	Ep	Pr
<i>Bathysciola schiödtei grandis</i>	I	10-11	bf	1	pr.	9-10	tf	1	abs.
	II	10-11	bf	1	pr.	9-10	tf	1	abs.
	III	10-11	bf	1	pr.	9-10	tf	1	abs.
<i>Speonomus delarouzei delarouzei</i>	I	10-11	bf	0	pr.	9-10	tf	1	abs.
	II	10-11	bf	1	pr.	9-10	tf	1	abs.
<i>Speonomus infernus</i> ...	I	10-11	s.	1	pr.	9-11	bf	1	abs.
	II								
<i>Bathysciella jeanneli</i> ...	I	11-12	bf	0	pr.	10-11	bf	1	abs.
	II	11-12	bf	1	pr.	10-11	bf	1	abs.
<i>Troglodromus bucheti gaveti</i>	I	11-12	bf	3	abs.	10-11	s.	4	abs.
<i>Iserius serullazi</i>	I	10-11	s.	2	abs.	9-10	s.	1	abs.
<i>Royerella tarissani</i>	I	11-12	abs.(1)	—	abs.	10-11	abs.(1)	—	abs.
<i>Cytodromus dapsoides</i> ..	I	10-12	abs.(1)	—	abs.	10	abs.(1)	—	abs.
<i>Diaprysius serullazi serullazi</i>	I	8	abs.	—	abs.	6-8	abs.	—	abs.
	II	7	abs.	—	abs.	7	abs.	—	abs.
<i>Speonomus longicornis longicornis</i>	I	8-9	abs.	—	abs.	8-9	abs.	—	abs.
<i>Antrocharis querilhaci dispar</i>	I	7	abs.	—	abs.	6	abs.	—	abs.
<i>Leptodirus hohenwarti hohenwarti</i>	I	5 rangées obliques de 15 à 20 dents émoussées, imbriquées. Pas de rétinacles ni de prostheca.							
(1) On observe des formations relictées.									

b) Systématique.

I. — HISTORIQUE

La systématisation des larves de *Bathysciinæ* a été tentée pour la première fois par SCHIÖDTE (1862), qui en donne la formule suivante dans sa division A des larves de *Silphæ* (*Cholevinæ*, sensu Ganglbauer, 1899).

« *Mola mandibularum* transverse plicata. *Retinaculum* gracile, filiforme. *Paraglossæ* haud manifestæ. »

TABLEAU XXIII. — CERQUES
Réduction de la longueur des cerques (1^{er} et 2^e article).

ESPÈCE	STADE	% C/L	1 ^{er} ARTICLE	2 ^e ARTICLE
<i>Bathysciola schiödtei grandis</i>	I	14	30	70
	II	12	26	74
	III	12	26	74
<i>Speonomus delarouzei delarouzei</i> .	I	12	28	72
	II	11	30	70
<i>Speonomus infernus</i>	I	15	32	68
	II	14	38	62
<i>Bathysciella jeanneli</i>	I	13	34	66
	II	11	41	59
<i>Troglodromus bucheti gaveti</i>	I	7,5	38	62
<i>Iserius serullazi</i>	I	7	42	58
<i>Royerella tarissani</i>	I	6	46	54
<i>Diaprysius serullazi serullazi</i>	I	5,5	55	45
	II	5,5	55	45
<i>Cytodromus dapsoïdes</i>	I	3,2	60	40
<i>Speonomus longicornis longicornis</i> .	I	4,2	58	42 (1)
<i>Antrocharis querilhaci dispar</i> . . .	I	3,5	59	41 (1)
<i>Leptodirus hohenwarti hohenwarti</i> .	I	0	0	0

(1) Si on admet 2 articles.
% C/L : longueur (en pourcentage) des cerques (soie terminale exclue) par rapport à la larve.
% 1^{er} ARTICLE : longueur (en pourcentage) du 1^{er} article par rapport à la somme des deux articles.
% 2^e ARTICLE : longueur (en pourcentage) du 2^e article par rapport à la somme des deux articles.

En 1906, DE PEYERIMOFF définit ainsi les *Cholevinæ* :

« Mandibules avec *mola* et le plus souvent un *rétinacle*, fortement dilatées à la base, bifides ou trifides.

« *Mola* transversalement plissée, ou à denticules alignés transversalement. Pas de *paraglosses*. »

Il attribue au genre *Bathyscia* cette diagnose :

« Au moins un *rétinacle* ou un appendice à chaque mandibule. *Mola* à plis peu nombreux (8 à 10). Maxilles peu allongées. Deuxième article des cerques multiannelé. »

En 1907, il propose une nouvelle clé pour *Bathyscia* :

« Lobe externe des mâchoires en forme de crête bifrangée. Languette longue. Pas d'yeux. Antennes insérées normalement, c'est-à-dire à la partie antérieure de la tête, contre les mandibules, dont la partie terminale est large et robuste. Des soies spatulées. Au moins un *rétinacle* ou un appendice à chaque mandibule. *Mola* à plis peu nombreux (8 à 10). Maxilles peu allongées. Deuxième article des cerques multiannelé. »

JEANNEL (1911), à propos de sa *Révision des « Bathysciinæ »* a tenté cette classification :

Bathysciinæ : « Mandibules pourvues d'une *mola*, et le plus souvent d'un *réтинacle*, fortement dilatées à la base, bifides ou trifides. *Mola* plissée ou couverte de denticules alignés, ou bien encore lisse. Pas de *paraglosses*. Antennes insérées en avant contre le bord externe de la mandibule. Pointe des mandibules large.

« a) *Euryscapiti* : mandibules pourvues d'un *réтинacle*, avec 8 à 10 plis à la *mola*. Article II des cerques multiannelé.

« b) *Gynomorphi* : mandibules dépourvues de *réтинacle*, avec 15 plis à la *mola*. Article II des cerques lisse. »

En 1930, BÖVING et CRAIGHEAD, dans leur travail sur les larves de Coléoptères, présentent une classification différente :

Polyphaga : pattes de 5 articles, un *tarsungulus*; ou moins de 5 articles; ou pas de patte.

Staphylinoidæ : VIII^e segment abdominal non glandulaire, ni discoïdal. *Urogomphes* articulés et non soudés. Palpigère de la maxille généralement étroitement soudé au stipe, portant rarement une *galea* digitiforme. Stigmates annulaires.

Groupe des « *Leptinidæ* » : mandibules avec lobe molaire denticulé ou tuberculé, généralement grand.

Anisotomidæ : X^e segment abdominal sans crochets terminaux, quelquefois une paire de longues soies. Stigmates présents; pas d'appendices en ballonnets; antennes de 3 articles. Mandibule à apex bifide ou trifide; *urogomphes* biarticulés, le dernier article souvent multiannelé. *Rétinacles* ou *prostheda*; ou les deux.

Cholevinæ : *Mola* avec stries fines et transverses (souvent peu nombreuses); *paraglosses* absentes ou plus courtes que la *ligula*.

Bathysciinæ : cf. JEANNEL (1911).

Dans sa thèse (1941) sur les « Premiers états des *Staphylinoidæ* » PAULIAN classe de la manière suivante les larves *Bathysciinæ*.

« Sous-Ordre *Polyphaga*.

« Super-Famille *Staphylinoidæ*.

« *Aleocharinomorpha*.

« Groupe des *Hydrænidæ*, *Catopidæ*, *Bathysciitæ*.

« *Aleocharinomorpha* : larves cucujoïdiennes; maxille avec ou sans *galea*; *lacinia* toujours développée; mandibule avec ou sans *prostheda* et lobe molaire; palpes maxillaires à 3 ou 4 articles; antennes triarticulées ayant généralement une *vésicule hyaline* développée; *ligula* toujours présente; *urogomphes* uniarticulés ou biarticulés ou nuls; vésicules anales avec fins crochets peu différenciés ou des crochets en nombre réduit très différenciés; hanches généralement courtes et enfoncées, parfois longues et libres. Larves détritivores, carnassières ou prédatrices.

« *Hydrænidæ* : mandibule à *mola* et *prostheda* ou *réтинacle*; maxilles à *galea*; *urogomphes* uni ou biarticulés; palpes maxillaires à 3 ou

4 articles; *ligula* avec paraglosses parfois très réduites; *vésicule hyaline* des antennes très développée; nombre d'ocelles très variable; *tentorium* assez développé; presque toujours des soies cupuliformes sur le corps; tête inclinée vers le bas au repos; larves détritivores et toujours terrestres.

« *Catopidæ* : palpe maxillaire à 3 articles; macrochètes presque toujours composés; X^e segment abdominal sans crochet; *urogomphes* très longs avec un deuxième article plus long que le premier. »

Nous avons finalement la classification exposée par JEANNEL et PAULIAN dans le *Traité de Zoologie* (GRASSÉ, tome IX, 1949).

« *Haplogastre* : pattes de 5 articles; *urogomphes* absents ou articulés.

« *Staphylinoidæ* : *urogomphes* articulés.

« *Catopiarina*, *Catopidæ* : soies composées épaisses; *urogomphes* articulés; mandibules avec *mola*, *réтинacle* ou *prosthéca* ou les deux, souvent dissymétriques, à lobe molaire portant des rangées de granules; maxilles avec ou sans voile galeaire; *paraglosses* présentes mais bien plus courtes que la *lacinia*. »

II. — DISCUSSION

Les données morphologiques recueillies chez les formes *intermédiaires* et *évoluées* — jusqu'ici inconnues — conduisent à une révision de la systématique.

Une partie des caractères servant à définir la sous-famille manquent de rigueur : *réтинacles*, *prosthéca* (1), *paraglosses*, *urogomphes*, soies composées.

Selon nous, les bons caractères sont les suivants :

Mandibules avec lobe molaire portant des tubercules disposés en rangées régulières; apex bifide ou trifide.

Ligule longue, *paraglosses* absentes ou plus courtes que la ligule.

Stigmates présents; pas d'appendices en ballonnets; antennes de trois articles avec *vésicule hyaline* bien développée.

X^e segment abdominal sans crochets terminaux, mais quelquefois une paire de longues soies.

Nous connaissons trop peu de larves de *Bathysciinae* pour en dresser déjà une systématique. Nous nous contenterons des clés de détermination ci-jointes.

REMARQUE. — On observera que la « systématique » des larves ne coïncide pas avec celle des imago; leur évolution se marque donc d'une certaine indépendance.

(1) Comme FRANCISCOLO, nous avons conservé la terminologie de JEANNEL concernant le *réтинacle* : lobe membraneux s'insérant sur la *mola*. On réserve le nom de *prosthéca* à la dent qui s'implante entre le *réтинacle* et les dents molaires. BÖVING et CRAIGHEAD, de même PAULIAN, intervertissent les termes.

TABLEAU XXIV. — TABLE GÉNÉRALE DES GENRES ET ESPÈCES

Rétinacle aux deux mandibules. Paraglosses visibles.	
Prostheca à la mandibule droite.....	<i>Bathysciola schiödtei grandis</i> ; <i>Speonomus infernus</i> et <i>dela-</i> <i>rouzei</i> ; <i>Bathysciella jean-</i> <i>neli</i> .
Pas de prostheca.	
Soies marginales ventrales I (<i>S_{mv} I</i>) :	
— très courtes	<i>Troglodromus bucheti gaveti</i> .
— moyennes	<i>Isereus serullazi</i> et <i>colasi</i> .
Pas de rétinales ni de prostheca. Pas de para-	
glosses.	
Soies dorsales composées.	
Cerques biarticulés, assez longs.....	<i>Royerella tarissani</i> .
Soies dorsales en massue.	
Cerques biarticulés, courts.....	<i>Cytodromus dapsoïdes</i> .
Soies dorsales simples.	
Cerques biarticulés, courts	<i>Diaprysius serullazi</i> .
Cerques uniarticulés, très courts.	
Labre légèrement saillant.....	<i>Speonomus stygius, piochardi,</i> <i>curvipes, longicornis, pyre-</i> <i>næus, diecki, hydrophilus,</i> <i>abeillei</i> .
Labre rectiligne	<i>Antrocharis querilhaci</i> .
Pas de cerques	<i>Leptodirus hohenwarti</i> .

TABLEAU XXV. — TABLE GÉNÉRALE DES GENRES intermédiaires et évolués

Sensilles coniques ventrales (<i>Scv</i>) grandes, # aux dorsales.	
Soies marginales ventrales I (<i>S_{mv} I</i>) :	
— nulles	<i>Leptodirus</i> .
— grandes	<i>Royerella</i> .
Sensilles coniques ventrales (<i>Scv</i>) petites.	
Sensilles coniques dorsales (<i>Scd</i>) grandes.	
Soies marginales ventrales I (<i>S_{mv} I</i>) :	
— courtes	<i>Diaprysius</i> .
— moyennes	<i>Cytodromus</i> .
Sensilles coniques dorsales (<i>Scd</i>) moyennes.	
Soies marginales ventrales I (<i>S_{mv} I</i>) :	
— courtes	<i>Troglodromus</i> .
— moyennes	<i>Isereus</i> .
— grandes	<i>Speonomus</i> .
Sensilles coniques dorsales (<i>Scd</i>) petites.	
Soies marginales ventrales I (<i>S_{mv} I</i>) grandes	<i>Antrocharis</i> .

III. — CLÉS DE DÉTERMINATION

Nous récapitulons sous forme de tableaux les caractères systématiques des larves étudiées.

Le tableau XXIV résume l'ensemble des données. Il est basé sur les caractères des mandibules, du labre, des cerques, des soies et la présence ou non de paraglosses.

Le tableau XXV concerne les genres *intermédiaires* et *évolués*. Il est basé sur la chétotaxie du labre, qui permet une distinction rapide et sûre des genres.

B. — MORPHOLOGIE ET SYSTÉMATIQUE DES NYMPHES

La « systématique » des nymphes est pratiquement inexistante. On ne connaissait, avant nos travaux, que *Speonomus delarouzei*, et quelques espèces de *Bathysciola*. Les données recueillies sur les *Euryscapes* sont encore trop fragmentaires pour combler cette lacune. Nous pouvons toutefois dresser un premier essai de classification.

a) *Morphologie.*

A la différence des larves, les nymphes sont d'une structure très uniforme.

La nymphe est libre (*exarate adecticous pupa*, HINTON, 1946 a), sans trace d'yeux ou d'ocelles. Les tergites s'ornent de longues soies mouchetées; les sternites sont glabres. La face dorsale montre 8 segments abdominaux, la ventrale 6. Le neuvième segment, très étroit, masqué par le huitième, porte les cerques ou urogomphes. On aperçoit, entre ces derniers et dorsalement, le mamelon anal; sur la face opposée, saillent les gonothèques. L'aspect naturel de la nymphe est donné par la figure 3' (Pl. XL).

On dénombre une paire de stigmates sur les segments abdominaux 1 à 8. Nous n'en avons pas vu sur le prothorax. Tous sont simples, sans appareil d'occlusion. Les stigmates 1 et 2, seuls, paraissent fonctionnels; les autres n'ont pas de tronc trachéen. Chaque segment abdominal possède une paire de glandes dorsales (glandes de Verson ?).

La tête porte dorsalement, au sommet de mamelons, neuf paires de soies rigides, disposées comme suit : 3 latérales, 2 médianes, 3 sur le clypéus et 1 sur le vertex. On compte onze articles antennaires, à limites souvent indécises; ils s'ornent de tubercules dans leur région distale, ceux-ci progressivement plus gros et plus nombreux. Les pièces buccales sont de simples fourreaux glabres.

Le prothorax présente un large notum dont la forme, comme chez l'imago, est spécifique.

On dénombre en moyenne 14 paires de forts macrochètes, 5 marginales et 9 discales, implantés au sommet de petits cônes, ces derniers souvent plus marqués chez les marginales.

Le mésothorax, plus étroit, possède un notum arrondi postérieurement, doté de 3 paires de courtes soies; la plus externe s'insère parfois sur la ptérothèque élytrale; leur nombre peut varier selon les espèces.

Le métathorax est très réduit. Sa face dorsale forme généralement une sorte de petit écusson qui recouvre en partie le premier segment abdominal. Il porte un nombre de soies courtes, variable selon les espèces et aussi les individus.

Les podothèques, repliées contre l'abdomen, sont dépourvues de soies. Les fémurs et les tibias s'ornent d'éperons, en particulier aux articulations fémorotrochantériennes et tibiotarsales, là où chez l'imago, on trouve les épines. Les articles des tarses sont peu distincts.

Les ptérothèques élytrales, enroulées autour du corps, ont sur le dos, au tiers antérieur, une courte soie rigide fixée sur un tubercule. L'ébauche de l'élytre imaginaire est visible. Les ptérothèques alaires, bien que petites, sont *toujours* présentes. Il semble que des ébauches alaires les remplissent (en entier?); mais celles-ci régresseraient avec l'âge. La ptérothèque, alors réduite à un simple sac, se colle sur la face inférieure du fourreau élytral où elle risque de passer inaperçue. Ceci expliquerait qu'elles aient échappé à l'observation des auteurs. La forme de cette ptérothèque, en particulier l'apex, distingue certaines espèces.

Rappelons que l'existence de nymphes pourvues de fourreaux alaires n'est pas exceptionnelle chez les espèces aptères. Tel est le cas des *Trechidæ*: *Æpopsis robini* La. (LE MASNE, 1938), *Merizodus soledadinus* Guer. (JEANNEL, 1940), *Geotrechus orpheus* sp. *consorratus* (COIFFAIT, 1951), où les ptérothèques sont bien développées; des *Staphylinidæ*: *Antarctophysus crozetensis* Eud. (JEANNEL, 1940); et des *Curculionidæ*: *Ectemnorhinus viridis* G. R. Watt (JEANNEL, 1940) où elles sont, par contre, très réduites.

La chétotaxie dorsale de l'abdomen a une valeur systématique, en particulier celle des segments 1 et 2 où l'on compte jusqu'à deux paires de courtes soies discales. Les tergites suivants ont tous deux paires de soies discales, accompagnées sur les 5°, 6°, 7° et 8° segments d'une paire de grandes soies marginales. On note irrégulièrement une ou deux paires de petites soies discales supplémentaires. La face sternale reste glabre.

Les cerques s'ornent d'écailles et possèdent de longues soies dont le nombre varie de 3 à 5 selon les espèces. Leur apex s'effile en une forte pointe; le sommet peut être bifurqué, épineux ou arrondi.

Les gonothèques permettent facilement la reconnaissance des sexes: chez le mâle, on aperçoit une paire de lobes obtus, en forme de mamelons; chez la femelle, deux paires: la première anguleuse, armée d'épe-

rons, la seconde arrondie, prolongée par un fort style (Pl. XLIV, fig. 10).

Les caractères sexuels secondaires portent sur : la taille plus grande, la forme générale du corps plus trapue et la longueur des antennes moindre, chez la femelle.

b) Systématique.

Notre essai de systématique fait surtout appel à des caractères utilisés pour différencier les imagos, en particulier la forme générale du corps, celle du pronotum, des antennes et des élytres (1).

Les caractères proprement nymphaux sont peu nombreux : chétotaxie dorsale du corps, de la tête, des cerques; forme des méso et métathorax et, parfois, des ptérothèques alaires.

En homologie avec les imagos, les nymphes se classent suivant les deux grands groupes définis par JEANNEL (1926).

Le premier comprend « les genres de type *bathysciöide*, c'est-à-dire les espèces dont le pronotum est transverse, avec les côtés élargis à la base et régulièrement arrondis dans toute leur longueur, la plus grande largeur toujours vers la base ». Nous avons dans ce groupe les genres *Bathysciola*, *Speonomus* et *Royerella*.

Le deuxième comprend des « genres à pronotum de forme diverse, soit transverse mais avec les côtés toujours plus ou moins sinués avant la base, soit nettement rétréci à la base ». Il renferme les genres : *Bathysciella*, *Antrocharis*, *Diaprysius*, *Cytodromus*, *Troglodromus* et *Isereus*. Ceux-ci de type *pholeuonoïde*.

I. — GENRES DE TYPE BATHYSCIOÏDE

1° Genre *Bathysciola* Jeann. — La nymphe de *Bathysciola schiödtei grandis* Fairm. se caractérise par sa petite taille trapue (longueur/largeur = 1,5) (2), un prothorax volumineux, et un abdomen compact, brusquement rétréci au niveau du 8^e segment. Les cerques sont forts (Pl. XXXIX).

Les antennes, courtes et épaisses, atteignent, chez la femelle, les angles postérieurs du prothorax et la moitié des ptérothèques élytrales : elles égalent les 2/5 du corps et les 4/5 des ptérothèques élytrales.

Le pronotum, caractéristique, forme un bouclier très convexe, plus large que les élytres, aux côtés régulièrement arqués et sans rétrécissement à la base, les angles saillants. Les méso et métanotum, plus étroits, ont un bord postérieur arrondi. Les ptérothèques élytrales,

(1) Les caractères des nymphes cadrent parfaitement avec la systématique des espèces.

(2) Rappelons que, selon l'âge de la nymphe, les mensurations peuvent varier.

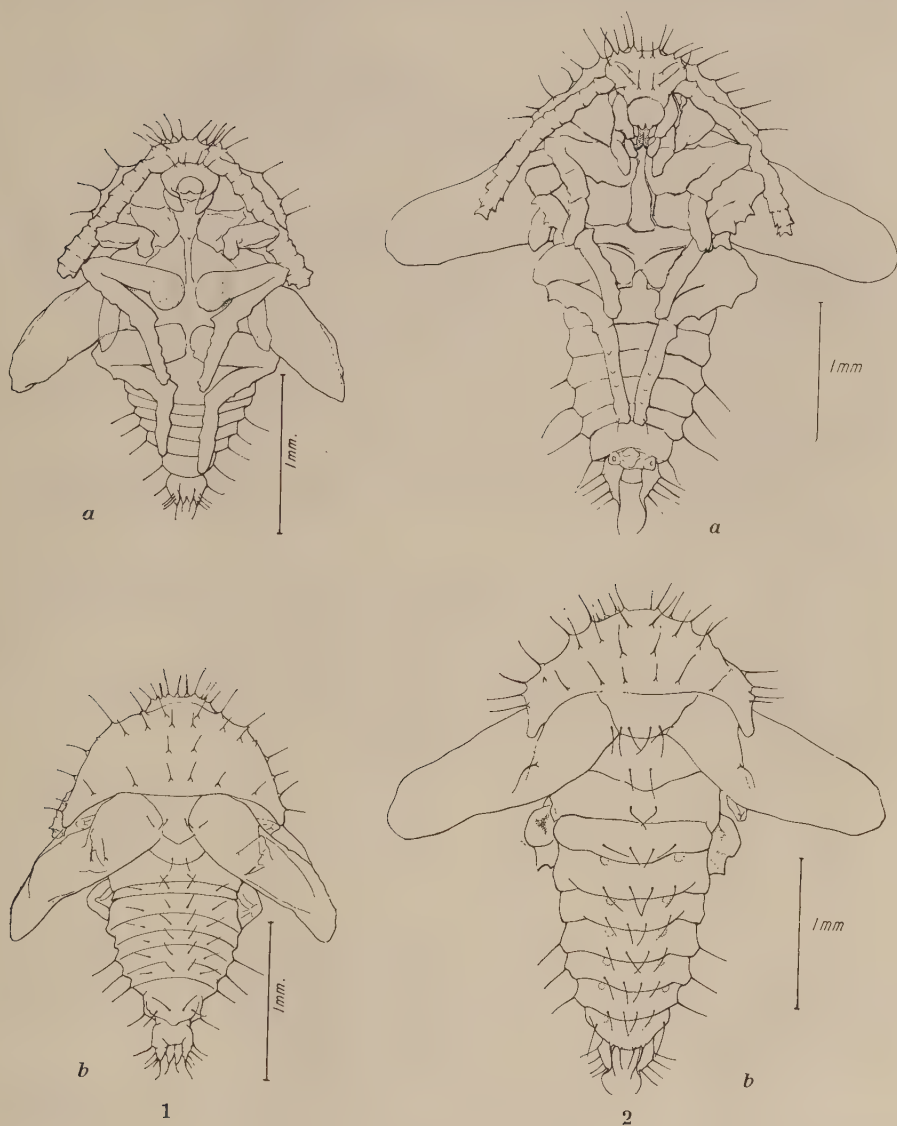


PLANCHE XXXIX

FIG. 1. — *Bathysciola schiödtei grandis*. Femelle. a, face ventrale; b, face dorsale.

FIG. 2. — *Speonomus infernus*. Mâle. a, face ventrale; b, face dorsale.

aussi longues que l'abdomen, sont larges; les alaires, bien développées, ont la forme d'une cuiller, le sommet non échancré.

CHÉTOTAXIE (1) :

	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2-4	A5-8	C
Femelle	9	14	3	1	1	2	3	4 ou 5

LONGUEUR : Femelle : 2,4 mm (2).

2° **Genre *Speonomus* Jeann.** — Ce genre se caractérise par des antennes plus longues — elles dépassent les angles postérieurs du pronotum — et une forme plus élancée.

Chez les nymphes, seuls les caractères du pronotum et la longueur des antennes nous permettent de différencier les deux sous-genres.

a) **Sous-genre *Machæroscelis* Jeann.** — Le *Speonomus* (*Machæroscelis*) *infernus* Dieck possède une nymphe allongée (longueur/largeur = 2), d'assez grande taille (Pl. XXXIX).

Les antennes, déliées, la massue peu marquée, plus longues que le prothorax, dépassent à peine la moitié de la ptérothèque élytrale, sans atteindre la mi-corps.

Les angles du pronotum sont très saillants. La base du mésonotum est à peine convexe, celle du métanotum forme une légère avancée sur le premier segment abdominal.

Les ptérothèques élytrales sont courtes et larges, leur sommet très arrondi. Les alaires ont un apex échancré.

L'abdomen se rétrécit très régulièrement.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2-4	A5-8	C
Mâle	9	14	3	1	1	2	3	4

LONGUEUR : Mâle : 2,8 mm.

b) **Sous-genre *Speonomus* Jeann.** — Les nymphes de ce sous-genre se différencient surtout par la longueur des antennes; toujours plus longues que le prothorax, elles atteignent à peine la moitié du corps (section I), ou la dépassent (sections II et III).

SECTION I. — *Speonomus delarouzei delarouzei* Fairm. — JEANNEL (1911) en a donné la première description. Très voisine de *Speonomus infernus*, elle est légèrement plus petite (Pl. XL).

Les antennes, encore courtes, débordent à peine la moitié des ptérothèques élytrales. Elles atteignent le 1^{er} segment abdominal chez la femelle, le 2^e chez le mâle. Par rapport au corps et aux ptérothèques élytrales, elles mesurent respectivement 2/5 et 3/4 pour la femelle et 1/2 et 6/7 pour le mâle. La massue s'épaissit davantage chez celle-là.

(1) Pour la légende, voir tableau XXVI.

(2) Mesures prises du vertex aux cerques inclus.

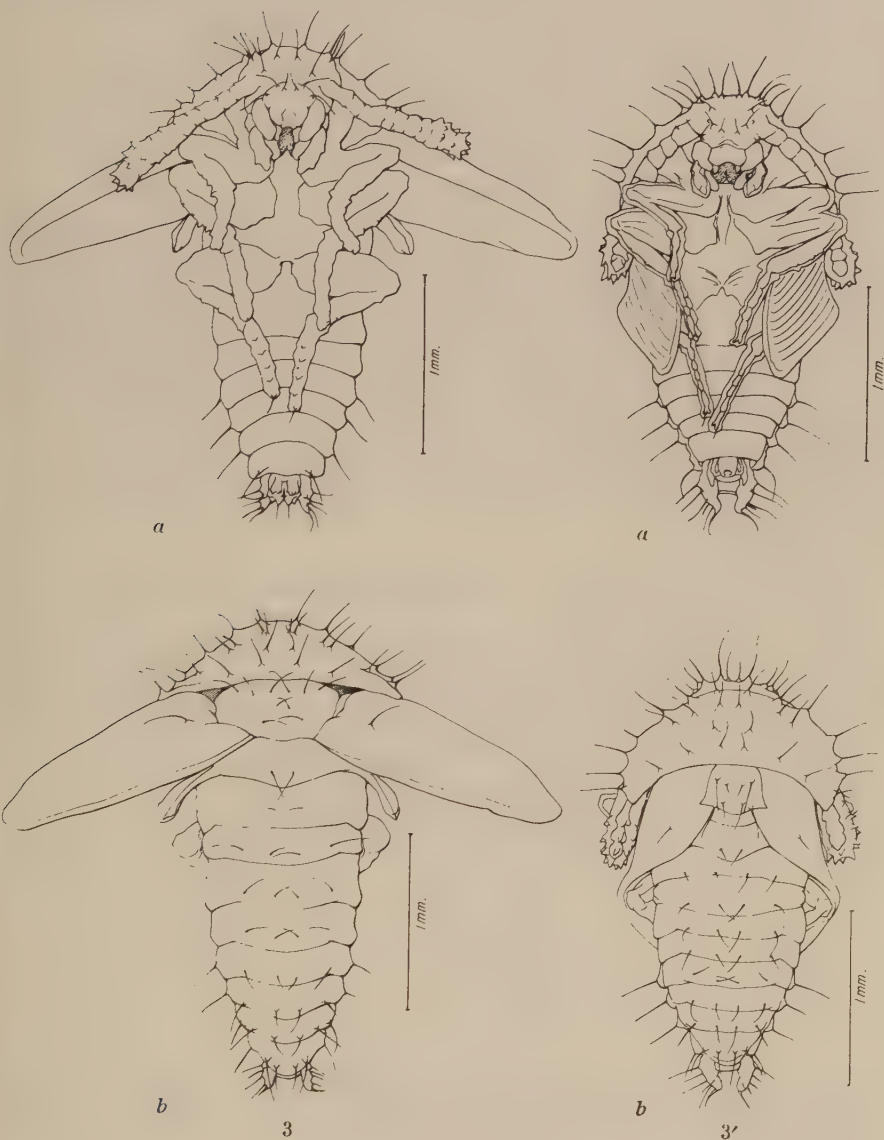


PLANCHE XL

FIG. 3. — *Speonomus delarouzei delarouzei*. Femelle. *a*, face ventrale; *b*, face dorsale.

FIG. 3'. — *Speonomus delarouzei delarouzei*. Mâle. *a*, face ventrale; *b*, face dorsale.

Les ptérothèques élytrales sont moins larges et plus effilées que chez *Speonomus infernus*.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2-4	A5-8	C
Femelle	9	14	6?	1	1	2	3	4
Mâle	9	14	4?	1	2	2	3	4 ou 5

LONGUEUR : Femelle : 2,6 mm.

Mâle : 2,4 mm.

SECTION II. — Les espèces étudiées se distinguent essentiellement par leur pronotum. On sépare ainsi *Sp. piochardi* Ab., où il n'est pas rétréci à la base, des espèces comme *Sp. longicornis* Sauley, *Sp. pyrenæus* Lespès et *Sp. diecki* Sauley où il s'amincit plus ou moins. De même, *Sp. longicornis* se différencie de *Sp. pyrenæus* et *Sp. diecki* par la plus grande largeur du pronotum dans le quart postérieur, alors que, chez ces derniers, celle-ci se trouve à la moitié chez le mâle, au tiers basal chez la femelle. Les angles postérieurs du pronotum sont droits et non saillants chez *Sp. pyrenæus*, aigus et très saillants chez *Sp. diecki*.

Speonomus piochardi Ab. — Nympe plutôt massive (longueur/largeur = 2) (Pl. XLI).

Chez le mâle, les antennes dépassent la ptérothèque élytrale et atteignent le 5° segment abdominal; elles sont plus courtes chez la femelle. Par rapport au corps, elles mesurent respectivement 5/7 et 3/5.

Le pronotum, compact, moins élevé chez la femelle, ne se rétrécit pas à la base; méso et métanotum régulièrement convexes. Les ptérothèques élytrales sont plus longues que l'abdomen.

L'abdomen, court, s'amincit brusquement au niveau du 8° segment.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1-2	A3-4	A5-8	C
Femelle	9	14	3	1	1	2	3	5
Mâle	9	14 ou 15	3	1	1	2	3	5

LONGUEUR : Femelle : 3 mm.

Mâle : 2,9 mm.

Speonomus longicornis longicornis Sauley. — Nympe de grande taille, allongée; le rapport longueur/largeur égale 3 pour le mâle, un peu moins pour la femelle (Pl. XLII et XLIII).

Les antennes, chez le mâle, dépassent les ptérothèques élytrales et atteignent le 4° segment abdominal. Elles sont minces et ne s'épaississent qu'au niveau du 5° article. Chez la femelle, bien plus courtes, elles arrivent à peine au sommet des fourreaux élytraux, et n'atteignent que le 2° segment abdominal. Par rapport au corps et aux ptérothèques élytrales, les mesures sont respectivement de 1/2 et 1 pour la femelle, de 3/5 et 6/5 pour le mâle.

Le pronotum, aux angles assez marqués, se rétrécit à la base et présente sa plus grande largeur dans le quart distal. Le bord postérieur du

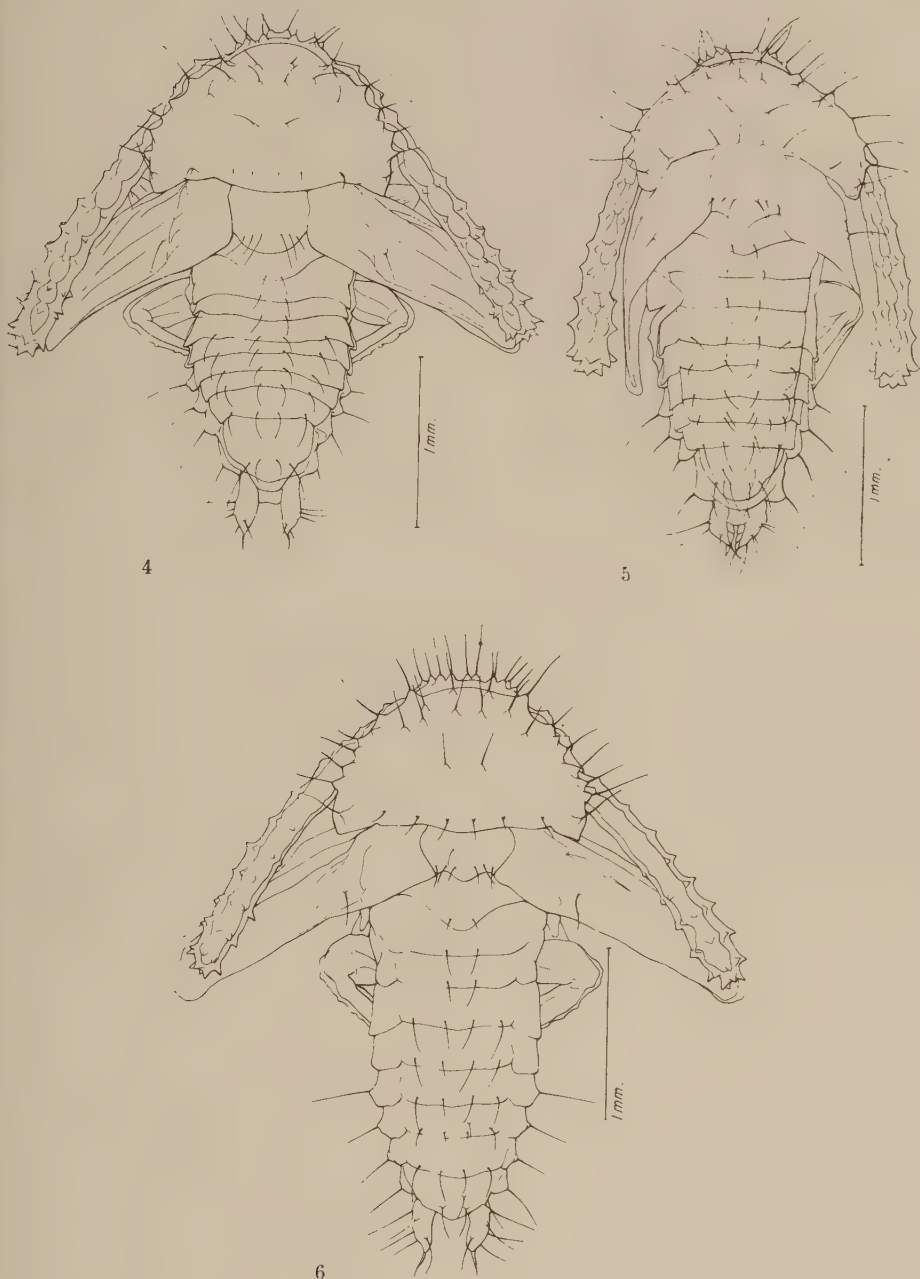


PLANCHE XLI

FIG. 4. — *Speonomus piochardi*. Mâle. Face dorsale.

FIG. 5. — *Speonomus diecki*. Femelle. Face dorsale.

FIG. 6. — *Speonomus pyrenaeus nadari*. Mâle. Face dorsale.

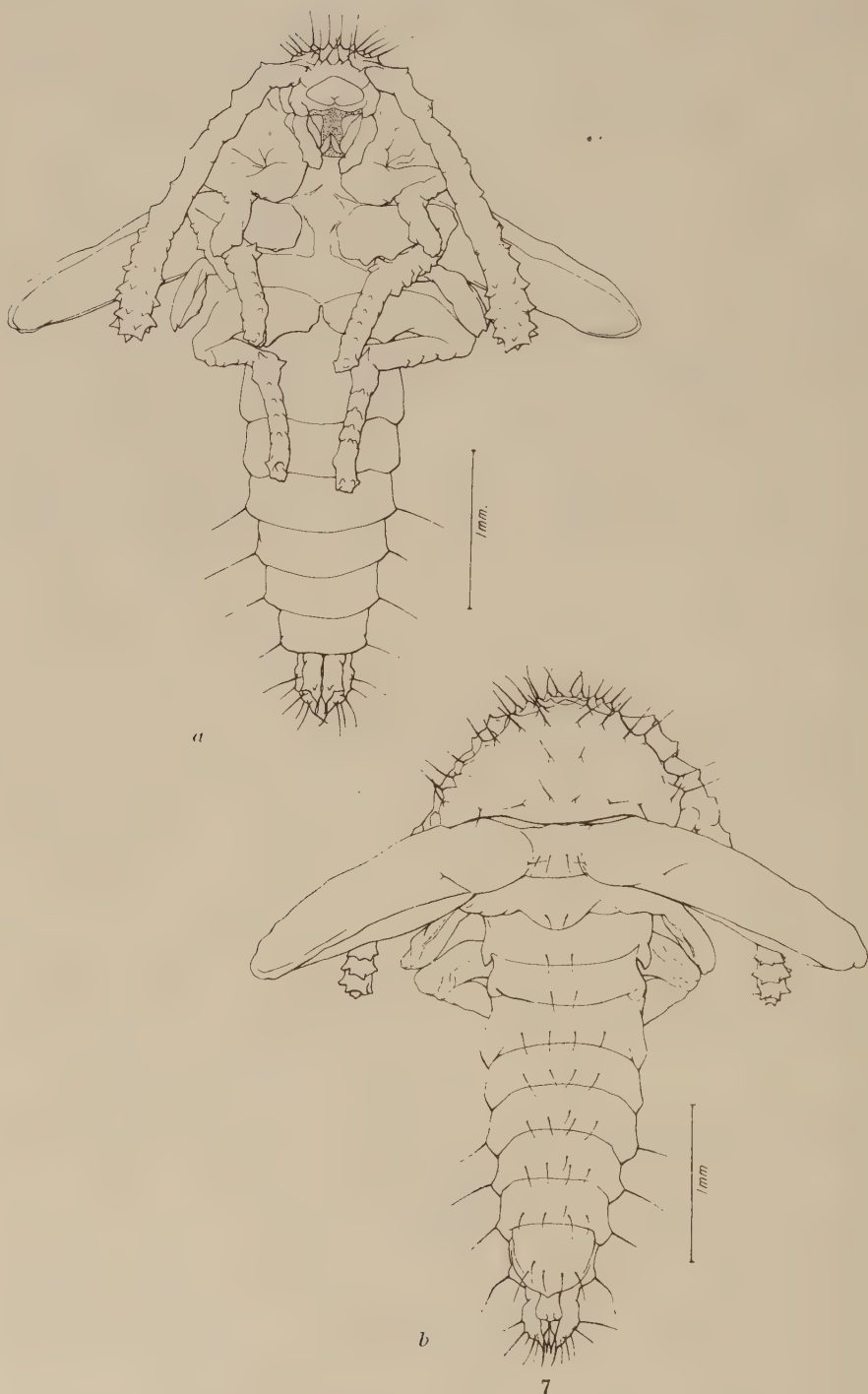


PLANCHE XLII

FIG. 7. — *Speonomus longicornis longicornis*. Femelle. a, face ventrale; b, face dorsale.

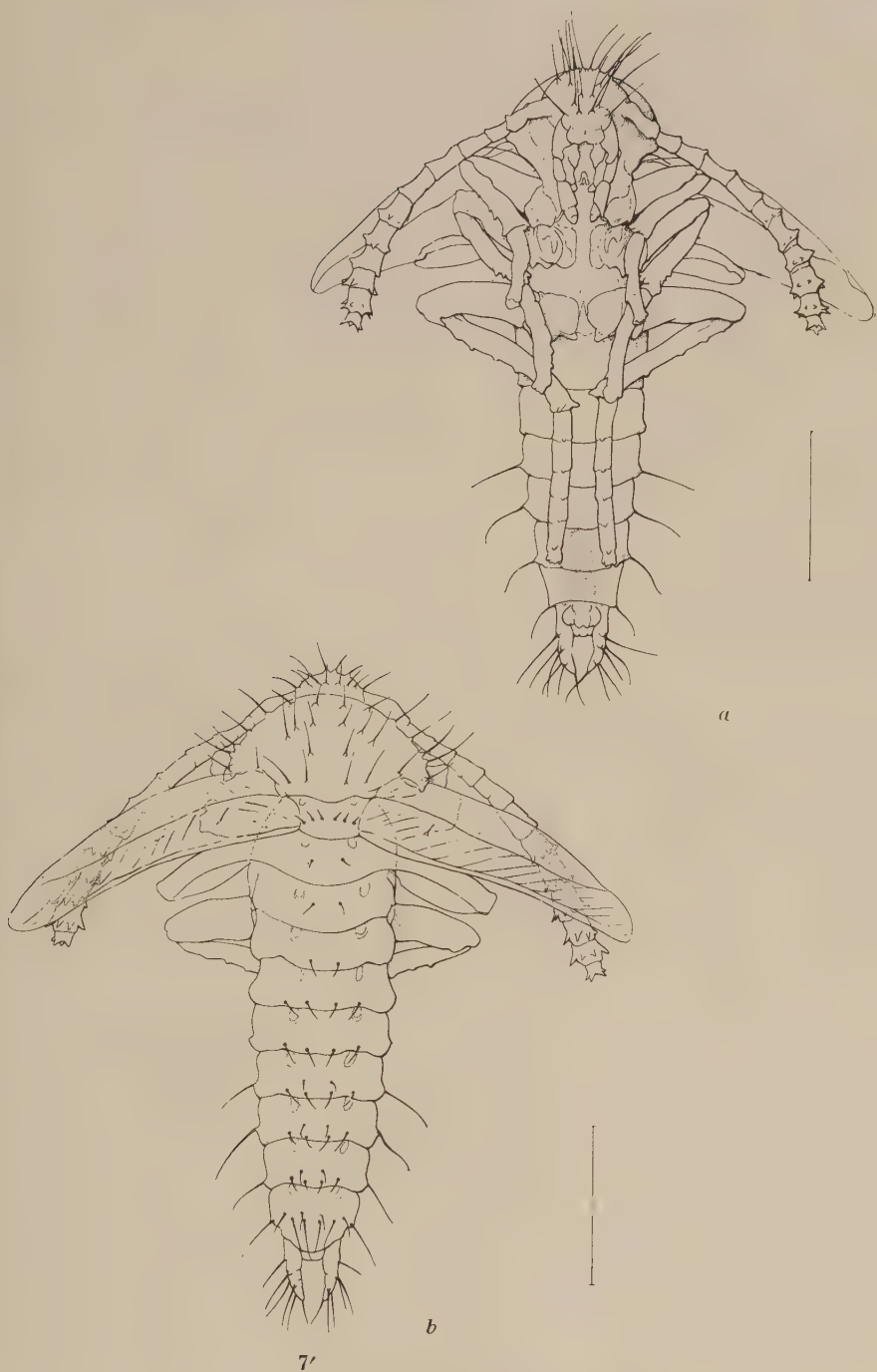


PLANCHE XLIII

FIG. 7'. — *Speonomus longicornis longicornis*. Mâle. *a*, face ventrale; *b*, face dorsale.
Echelle : 1 mm.

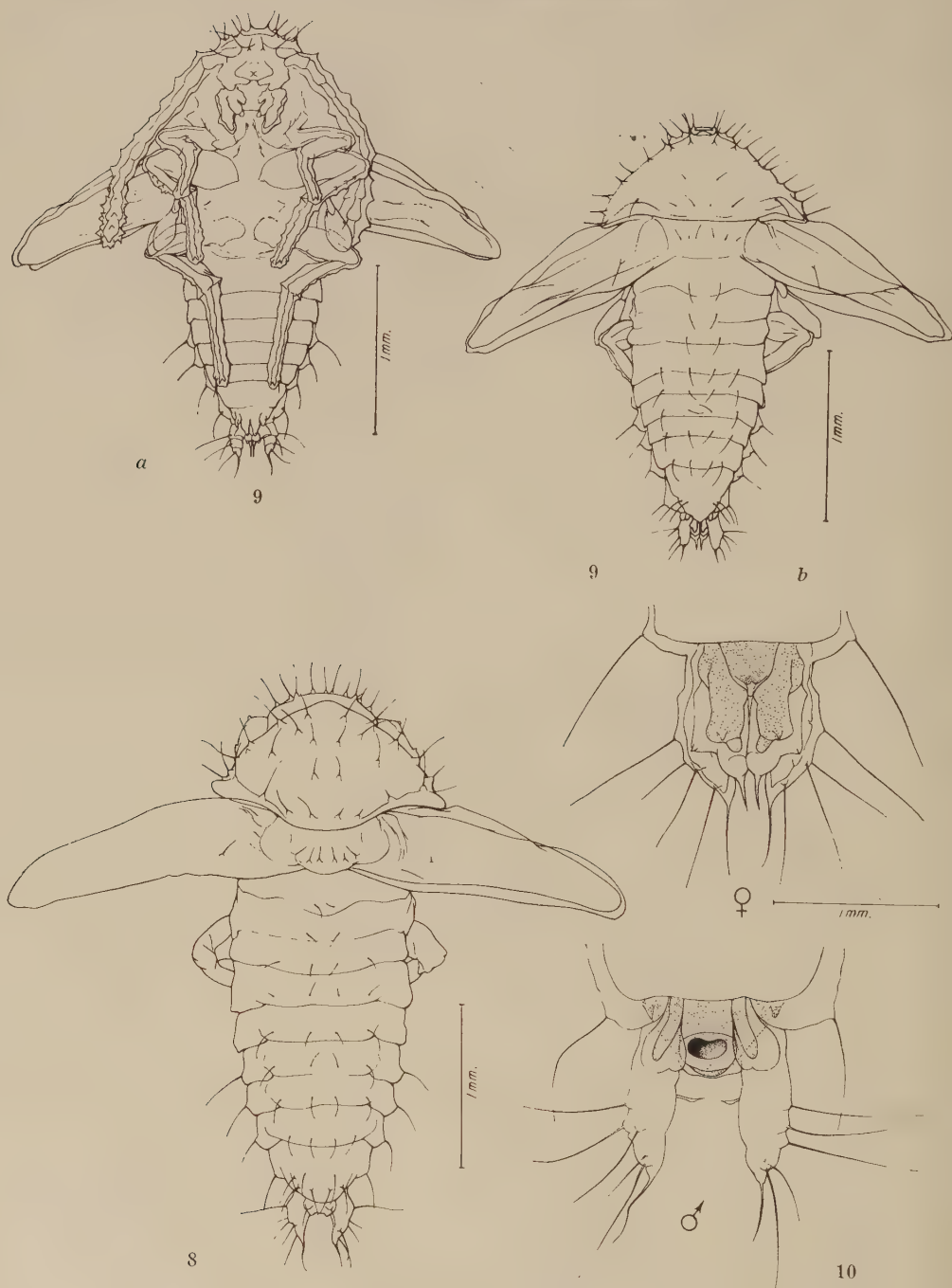


PLANCHE XLIV

FIG. 8. — *Speonomus abeillei*. Femelle. Face dorsale.

FIG. 9. — *Speonomus hydrophilus normandi*. Femelle. *a*, face ventrale; *b*, face dorsale.

FIG. 10. — Gonothèques. *Speonomus piochardi*. Face ventrale.



11

PLANCHE XLV

FIG. 11. — *Royerella tarissani*. Femelle.
a, face ventrale; b, face dorsale.

mésnotum est presque rectiligne. Le métanotum proémine légèrement sur le premier segment abdominal (plus marqué chez la femelle).

Les ptérothèques élytrales sont étroites et plus courtes que l'abdomen.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1-2	A3-4	A5-8	C
Femelle	9	14	3	1	1	2	3	5
Mâle	9	14-15	3	1	1	2	3 + 1*	5

LONGUEUR : Femelle : 4,2 mm.

Mâle : 4 mm.

* sauf A8 : 3+2.

Speonomus pyrenæus nadari Jeann. — Nympe moins allongée que la précédente (longueur/largeur = 2,25) (Pl. XLI). Antennes un peu plus courtes, épaissies, atteignant l'apex des ptérothèques élytrales et le 4^e segment abdominal chez le mâle. Leur longueur égale celle des premières ptérothèques et correspond aux 3/5 du corps. Ici, la plus grande largeur du pronotum se situe vers le tiers basal chez la femelle, le milieu pour le mâle. Les angles sont droits, non saillants. Les méso et métanotum débordent postérieurement, en coin mousse, dans leur région distale.

Ptérothèques élytrales aussi longues que l'abdomen.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1-2	A3-4	A5-8	C
Mâle	9	14-15	3	1	1	2	3	5

LONGUEUR : Mâle : 3,4 mm.

Speonomus diecki Saulcy. — Très voisine de *Speonomus pyrenæus* (Pl. XLI). Elle s'en distingue par les angles du pronotum, aigus et très saillants. Les antennes, un peu plus longues, atteignent chez la femelle le 5^e segment abdominal, leur taille égalant les 3/5 du corps.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1-2	A3-4	A5-8	C
Femelle	9	14	3	1	1	2	3	5
Mâle	9	14-15	3	1	1	2	3	5

LONGUEUR : Femelle : 3,1 mm.

SECTION III. — Nous ne pouvons séparer les sections II et III faute de caractères distinctifs.

Speonomus abeillei Saulcy (1). — La longueur de la nymphe égale 2,25 fois sa largeur (Pl. XLIV). Le pronotum atteint sa plus grande dimension à la base; ses angles sont légèrement retroussés.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2-4	A5-7	A8	C
Femelle	9	14	3	1	1	2	3	4?	5

LONGUEUR : Femelle : 3,4 mm.

(1) Une seule nymphe, femelle, obtenue en élevage. En mauvais état, ne permettant pas une diagnose précise.

Speonomus hydrophilus normandi Jeann. — Nymphé de taille réduite, un peu plus massive (longueur/largeur = 2), avec un abdomen d'allure conique (Pl. XLIV).

Les antennes de la femelle atteignent le 2° segment abdominal et les 3/4 des ptérothèques élytrales. Elles ont la longueur de celles-ci, soit les 3/5 du corps.

Le pronotum, aux angles non relevés, est transverse.

Les ptérothèques alaires sont en forme de raquette.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1-2	A3-4	A5-8	C
Femelle	9	14 ?	3	1	1	2	3	4 ?

LONGUEUR : Femelle : 2,5 mm.

3° *Genre Royerella* Jeann. — Parmi les bathyscioïdes, la nymphé de *Royerella* se distingue par sa forme déprimée et son pronotum. Celui-ci, dont les angles, gauchis vers le bas saillent en arrière, possède une base bisinuée.

Royerella tarissani Bedel (1). — Nymphé de grande taille; rapport longueur/largeur = 2,4 (Pl. XLV).

Les antennes, épaisses, arrivent au niveau du 4° segment abdominal. A peine plus longues que les ptérothèques élytrales dont elles atteignent l'apex, elles mesurent les 3/5 du corps.

Le pronotum est caractéristique, avec ses angles infléchis et sa base bisinuée.

Le mésonotum a l'aspect d'un disque elliptique. Le bord postérieur du métanotum revêt une forme particulière; il est trilobé, et déborde largement sur le premier segment abdominal.

Les ptérothèques élytrales sont plus longues que l'abdomen; les alaires ont un sommet très échancré.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2-4	A5-8	C
Femelle	9	14	3	2	0 ?	2	3	4

LONGUEUR : Femelle : 3,8 mm.

II. — GENRES DE TYPE PHOLEUONOÏDE

Ces genres (Jeannel, 1926) ont des « pronotum de forme diverse, soit transverse, mais avec les côtés plus ou moins sinués avant la base, soit nettement rétréci à la base ». Leur taille est supérieure à 3 mm.

Parmi eux, nous avons obtenu les nymphes de *Bathysciella*, *Antrocharis*, *Diaprysius*, *Cytodromus*, *Troglodromus* et *Isercus*. Elles se

(1) Une seule nymphé, femelle, obtenue en élevage.

différencient par la forme générale du corps, celle du pro et du métanotum, la longueur des antennes et des ptérothèques.

Les deux premiers genres appartiennent à la série phylétique de *Speonomus*, *Diaprysius* à celle de *Diaprysius*, et les trois derniers à la série phylétique de *Cytodromus*.

1° Genre *Bathysciella* Jeann. — Une seule espèce : *B. jeanneli* Ab. (1).

Nymphe de grande taille, élancée (longueur/largeur = 3), à thorax large et abdomen allongé (Pl. XLVI).

Les antennes atteignent le 7° segment abdominal et dépassent de beaucoup les ptérothèques élytrales. Elles mesurent une fois et demie leur longueur, soit un peu plus des 4/5 du corps. Elles sont grêles, non renflées au niveau de la massue.

Le pronotum est transverse, une fois et demie aussi large que long, campanuliforme, les angles postérieurs très saillants en dehors, les côtés fortement rétrécis *avant* la base qui est rectiligne.

Les ptérothèques élytrales, aussi longues que l'abdomen, sont déprimées dans leur portion distale.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2-4	A5-8	C
Mâle	9	14	3	1	1?	2	3	4

LONGUEUR : Mâle : 4,1 mm.

2° Genre *Antrocharis* Ab. — Une seule espèce : *A. querilhaci* dispar Lespès.

Elle se distingue immédiatement par le pronotum, plus long que large, rétréci à la base, les ptérothèques élytrales, courtes, et les antennes grêles, très développées, surtout chez le mâle (Pl. XLVII).

Chez ce dernier, les antennes dépassent la longueur du corps; assez fines au départ, elles se renflent fortement au niveau de la massue. Chez la femelle, plus courtes et plus épaisses, elles atteignent à peine le 5° segment abdominal, bien que dépassant largement les ptérothèques élytrales; elles égalent 1,3 fois la longueur de celles-ci, soit plus des 2/3 du corps.

Le pronotum est cordiforme, le bord postérieur presque rectiligne.

Les ptérothèques élytrales, convexes, plus courtes que l'abdomen, se rétrécissent vers l'apex tronqué; les alaires sont arrondies au sommet.

La CHÉTOTAXIE de cette nymphe est caractéristique :

	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2	A3-4	A5-8	C
Femelle	9	13	2	0?	0?	1	2	3	3
Mâle	9	14	2	0?	1	1	2	3	3

LONGUEUR : Femelle : 3,7 mm.

Mâle : 3,3 mm.

(1) Une seule nymphe, mâle, obtenue en élevage.

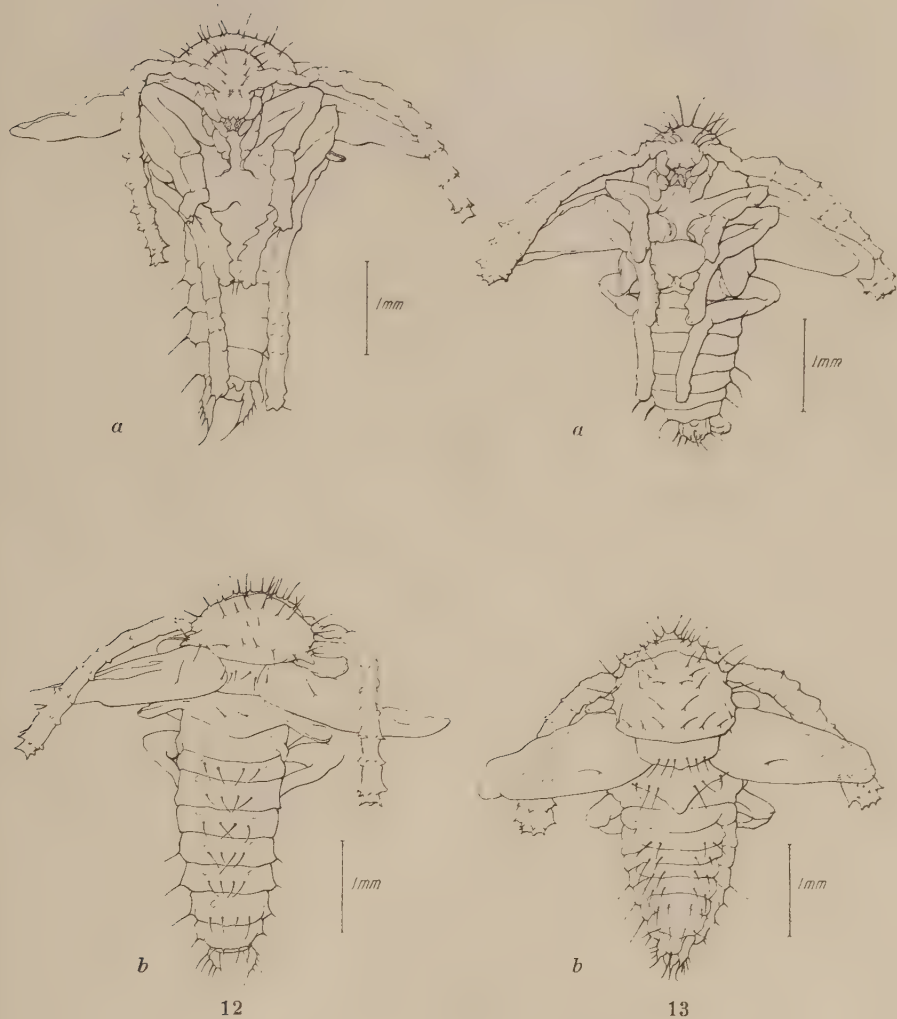


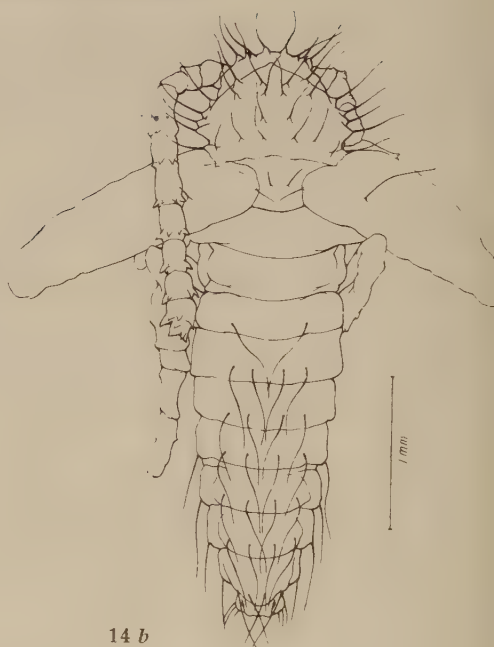
PLANCHE XLVI

FIG. 12. — *Bathysciella jeanneli*. Mâle. *a*, face ventrale; *b*, face dorsale.

FIG. 13. — *Diaprysius serullazi serullazi*. Femelle. *a*, face ventrale; *b*, face dorsale.



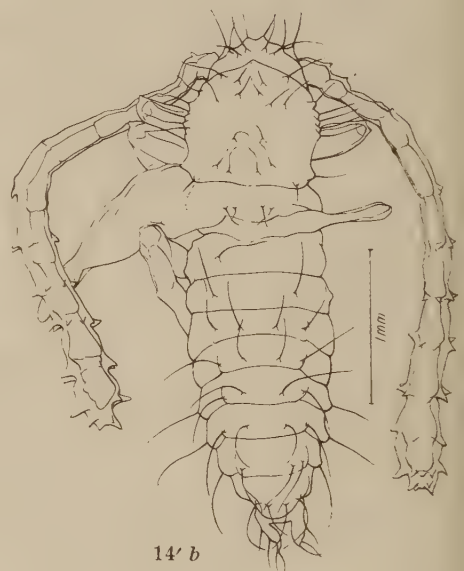
14 a



14 b



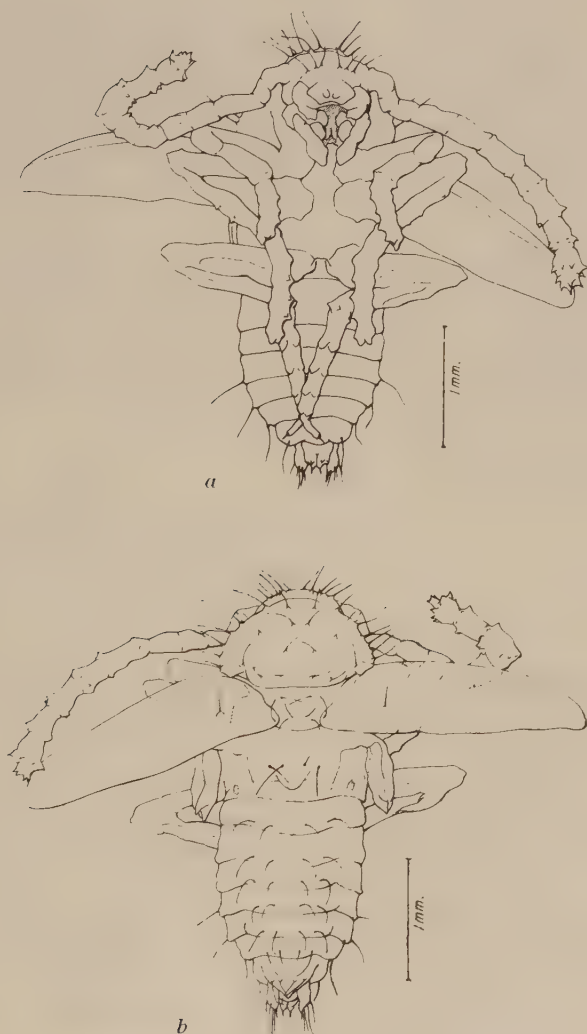
14' a



14' b

PLANCHE XLVII

FIG. 14. — *Antrocharis querilhaci* dispar. Femelle. a, face ventrale; b, face dorsale.
 FIG. 14'. — *Antrocharis querilhaci* dispar. Mâle. a, face ventrale; b, face dorsale.



15

PLANCHE XLVIII

FIG. 15. — *Cytodromus dapsoïdes*. Femelle.
a, face ventrale; b, face dorsale.

Les soies qui hérissent la tête et la face dorsale du corps sont extrêmement fines et très longues.

3° **Genre Diaprysius Ab.** — Nous ne connaissons que la nymphe de *D. serullazi serullazi* Peyer (1). Elle est relativement trapue, deux fois aussi longue que large, l'abdomen court et subconique (Pl. XLVI).

Les antennes, remarquables par leur épaisseur, surtout au niveau de la massue, atteignent le 6° segment abdominal et dépassent largement les ptérothèques élytrales. Leur longueur égale les 4/3 de celles-ci, soit les 3/4 du corps.

Le pronotum, subcarré, légèrement rétréci vers l'arrière, possède une base rectiligne et des angles postérieurs droits, non saillants.

Le mésonotum est transverse; le métanotum, en forme d'écusson, débordé fortement sur le 1^{er} segment abdominal. Les ptérothèques élytrales, très larges, tronquées à l'extrémité dépassent l'abdomen; les alaires sont grandes, larges, non échancrées à l'apex.

La CHÉTOTAXIE est particulière :

	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2	A3-4	A5-8	C
Femelle	9	14	3	3	0?	0?	2	3	4 (droite) et 3 (gauche)

LONGUEUR : Femelle : 3,1 mm.

4° **Genre Cytodromus Ab.** — Une seule espèce : *C. dapsoïdes* Ab.

Nymphe encore massive (longueur/largeur = 2,8), l'abdomen court et large (Pl. XLVIII).

Les antennes, longues, grêles, à peine épaissies à la massue, sont plus courtes chez la femelle, où elles atteignent le 7° segment abdominal, dépassant largement les ptérothèques élytrales. Elles mesurent les 4/5 du corps.

Le pronotum est légèrement transverse, rétréci à la base, les angles postérieurs soulevés et fortement saillants en arrière, séparés du disque par un pli profond. La base est bisinuée.

Le métanotum forme une avancée dans sa partie médiane qui débordé le premier segment abdominal.

Les ptérothèques élytrales, aux épaules bien marquées, atteignent la base des cerques; les alaires, très développées, ont un sommet échancré.

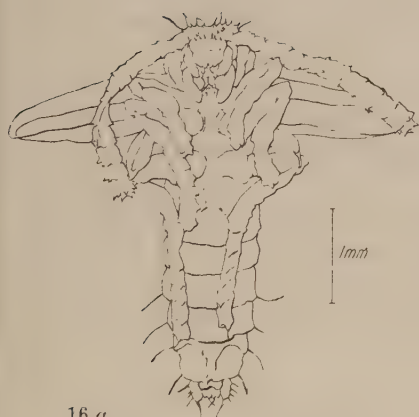
L'abdomen se rétrécit brusquement au niveau du 8° segment.

CHÉTOTAXIE spécifique :

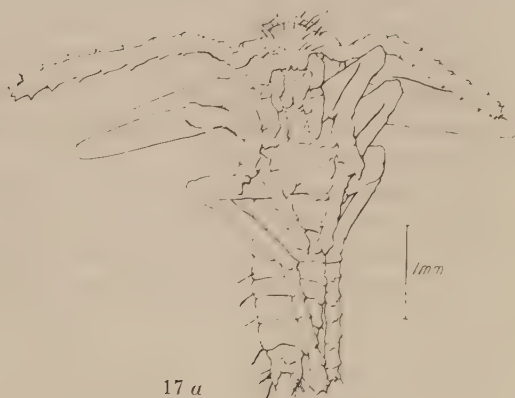
	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2-4	A5-8	C
Femelle	9	13	3 ou 4	2	0?	2	3	4

LONGUEUR : Femelle : 3,7 mm.

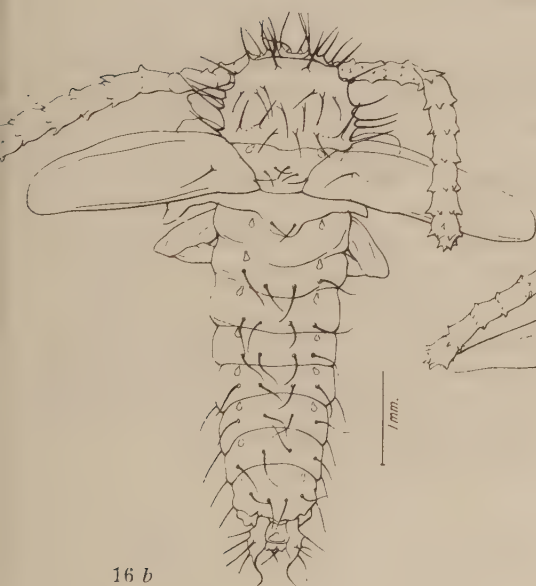
(1) Une seule nymphe, femelle, obtenue en élevage.



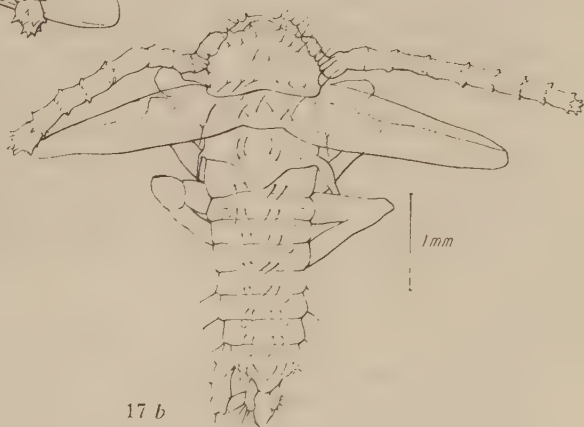
16 a



17 a



16 b



17 b

PLANCHE XLIX

FIG. 16. — *Troglodromus bucheti gaveti*. Femelle. a, face ventrale; b, face dorsale.

FIG. 17. — *Isereus serullazi*. Mâle. a, face ventrale; b, face dorsale.

5° **Genre *Troglodromus* S. C. D.** — Seule espèce élevée au laboratoire : *T. bucheti gaveti* S. C. D.

Nymphes très allongées, presque quatre fois plus longues que larges (femelle) (Pl. XLIX).

Les antennes, fines, légèrement épaissies au niveau des derniers articles, ont, chez la femelle, une longueur égale aux $\frac{3}{5}$ environ du corps; elles atteignent le 5^e segment abdominal et dépassent largement les ptérothèques élytrales.

Le pronotum, subrectangulaire, s'étrangle un peu vers l'arrière, les angles postérieurs sont droits, non saillants, la base rectiligne.

Le métanotum forme une courte pointe tronquée.

Les ptérothèques élytrales sont plus courtes que l'abdomen. Celui-ci est mince.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2-4	A5-8	C
Femelle	9	14	3	1	0?	2	3	4

LONGUEUR : Femelle : 3,8 mm.

6° **Genre *Isereus* Reitt.** — L'*Isereus* se distingue par sa forme encore plus allongée, le pronotum rétréci en arrière, les ptérothèques élytrales et les antennes bien développées.

Is. serullazi Fagn. — Nymphes de grande taille, quatre fois plus longues que larges (Pl. XLIX).

Les antennes, grêles, atteignent, chez le mâle, presque le 8^e segment abdominal et dépassent largement les ptérothèques élytrales. Leur longueur égale 1,5 fois celles-ci, soit les $\frac{4}{5}$ du corps.

Le pronotum, légèrement cordiforme, a ses côtés parallèles dans le tiers postérieur, les angles droits, non saillants, et la base rectiligne.

Le bord distal du mésonotum est convexe. Le métanotum forme une large avancée triangulaire sur le 1^{er} segment abdominal.

Les ptérothèques élytrales, étroites, arrivent aux cerques.

CHÉTOTAXIE :

	T	Th1	Th2	Th3	A1-4	A5-8	C
Mâle	9	14	3	2	2	3	4

LONGUEUR : Mâle : 4 mm.

Is. colasi Bonad. — Très voisine, mais plus grande.

Nous récapitulons dans le tableau XXVI la chétotaxie générale, et dans le tableau XXVII les longueurs des larves, nymphes et imago. Nous donnons également une table de détermination des genres pour les nymphes.

TABLEAU XXVI. — NIMPES. CHÉTOTAXIE DE LA TÊTE (T), DU PRO (Th1), MÉSO (Th2) ET MÉTATHORAX (Th3), DE L'ABDOMEN (A1-A8) ET DES CERQUES (C).

ESPÈCE	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	C
<i>Bathysciola schiödtei grandis</i>	Fem.	9	14	3	1	2	2	2	3	3	3	3	4 ou 5
<i>Speonomus infernus</i>	Mâle.	9	14	3	1	2	2	2	3	3	3	3	4
<i>Speonomus delarouzei delarouzei</i>	Fem.	9	14	6?	1	2	2	2	3	3	3	3	4
	Mâle.	9	14 ou 15	4?	2	2	2	2	3	3	3	3	4 ou 5
<i>Speonomus piochardi</i>	Fem.	9	14	3	1	1	2	2	3	3	3	3	5
	Mâle.	9	14 ou 15	3	1	1	2	2	3	3	3	3	5
<i>Speonomus longicornis longicornis</i>	Fem.	9	14	3	1	1	2	2	3	3	3	3	5
	Mâle.	9	14	3	1	1	2	2	3+1	3+1	3+1	3+2	5
<i>Speonomus pyrenæus nadari</i>	Mâle.	9	14 ou 15	3	1	1	2	2	3	3	3	3	5
<i>Speonomus diecki</i>	Fem.	9	14	3	1	1	2	2	3	3	3	3	5
	Mâle.	9	14 ou 15	3	1	1	2	2	3	3	3	3	5
<i>Speonomus abellei</i>	Fem.	9	14	3	1	2	2	2	3	3	3	3 ou 4?	5
<i>Speonomus hydrophilus normandi</i>	Fem.	9	14?	3	1	1	2	2	3	3	3	3	4?
<i>Royerella tarissani</i>	Fem.	9	14	3	2	2	2	2	3	3	3	3	4
<i>Bathysciella jeanneli</i>	Mâle.	9	14	3	1	2	2	2	3	3	3	3	4
<i>Antrocharis querilhaci dispar</i>	Fem.	9	13	2	0?	1	2	2	3	3	3	3	3
	Mâle.	9	14	2	0?	1	2	2	3	3	3	3	3
<i>Diaprysius serullazi serullazi</i>	Fem.	9	14	3	0?	0?	2	2	3	3	3	3	3 et 4
<i>Cytodromus dapsoides</i>	Fem.	9	13	3 ou 4	0?	2	2	2	3	3	3	3	4
<i>Troglodromus bucheti gabeti</i>	Fem.	9	14	3	0?	2	2	2	3	3	3	3	4
<i>Iserius serullazi</i>	Mâle.	9	14	3	2	2	2	2	3	3	3	3	4

N. B. — Les chiffres en italique se rapportent aux soies impaires.

TABLE DES GENRES (NYMPHES)

1. Genres bathyscioides, à pronotum transverse, avec les côtés élargis à la base et régulièrement arrondis dans toute leur longueur, la plus grande largeur toujours vers la base. 2
 Genres à pronotum de forme diverse, soit transverse mais avec les côtés toujours plus ou moins sinués avant la base, soit nettement rétréci à la base. Taille supérieure à 3 mm. 4
2. Base du pronotum rectiligne; ses angles postérieurs non saillants et non défléchis 3
 Base du pronotum bisinuée; ses angles postérieurs très saillants en arrière et défléchis *Royerella*.
3. Antennes courtes, inférieures ou égales au prothorax. Taille inférieure à 3 mm *Bathysciola*.
 Antennes plus longues que le prothorax. Taille inférieure ou supérieure à 3 mm *Speonomus*.
4. Métanotum à bord postérieur arrondi. 5
 Métanotum à bord postérieur aigu, mousse ou tronqué, saillant sur le premier segment abdominal. 6
5. Pronotum transverse, campanuliforme, côtés rétrécis avant la base, angles postérieurs saillants *Bathysciella*.
 Pronotum plus long que large, cordiforme, rétréci à la base. *Antrocharis*.
6. Base du pronotum rectiligne; ses angles postérieurs droits, non saillants. ... 7
 Base du pronotum bisinuée; ses angles postérieurs soulevés, très saillants. ... 8
7. Antennes épaisses, longues. Pronotum presque carré, un peu rétréci à la base *Diaprysius*.
 Antennes grêles, assez longues. Pronotum subrectangulaire, un peu rétréci en arrière *Troglodromus*.
 Antennes grêles, longues. Pronotum légèrement cordiforme, rétréci en arrière *Iseurus*.
8. Pronotum légèrement transverse, rétréci en arrière. *Cytodromus*.

TABLEAU XXVII. — LONGUEURS (EN MILLIMÈTRES)
 DES LARVES (L), NYMPHES (N) ET IMAGOS (I)

ESPÈCE	L			N		I
	Stade I	Stade II	Stade III	♀	♂	
<i>Bathysciola schiödtei grandis</i>	2,4	2,7	3,3	2,4	?	1,8 à 2,2
<i>Speonomus infernus</i>	2,7	3,8	—	?	2,8	2,2 à 2,5
<i>Speonomus delarouzei delarouzei</i> ..	2,5	3,5	—	2,6	2,4	1,8 à 2,6
<i>Speonomus piochardi</i>	?	—	—	3	2,9	2,8
<i>Speonomus longicornis longicornis</i> ..	3,5	—	—	4,2	4	3
<i>Speonomus pyrenaicus nadari</i>	?	—	—	?	3,4	3,2 à 3,4
<i>Speonomus diecki</i>	?	—	—	3,1	?	3,8 à 4
<i>Speonomus abeillei</i>	?	—	—	3,4	?	2,8 à 3
<i>Speonomus hydrophilus normandi</i> ...	?	—	—	2,5	?	2,4 à 2,6
<i>Royerella tarissani</i>	?	—	—	3,8	?	3,8 à 4
<i>Bathysciella jeanneli</i>	?	?	—	?	4,1	2,8 à 4,5
<i>Antrocharis querilhaci dispar.</i>	3,3	—	—	3,7	3,3	3 à 3,2
<i>Diaprysius serullazi serullazi</i>	3,3	3,4	—	3,1	?	2,7 à 3
<i>Cytodromus dapsoïdes</i>	4	—	—	3,7	?	3,5 à 4
<i>Troglodromus bucheti gaveti</i>	3,5	—	—	3,8	?	3,2 à 3,8
<i>Iseurus serullazi</i>	4	—	—	?	4	3,7 à 4
<i>Leptodirus hohenwarti hohenwarti</i> ..	6	?	—	?	?	6,5 à 7

CHAPITRE VI

ANATOMIE ET HISTOLOGIE

A. — APPAREIL GÉNITAL FEMELLE

On a vu que le cycle évolutif de la larve *Bathysciinæ* troglobie subit des modifications dans le sens de la contraction, qui l'éloignent du développement classique. Peu marquées chez certaines espèces comme *Speonomus delarouzei*, elles deviennent au contraire très importantes chez celles que l'on considère comme les plus évoluées (type *Speonomus longicornis*). La taille de l'œuf augmente corrélativement.

Ces particularités nous ont conduit à étudier l'anatomie de l'appareil ovarien.

Les *Bathysciinæ* possèdent, quel que soit le cycle évolutif de l'espèce, un appareil génital femelle identique (fig. 23, 24 et 25). Tous ont une paire d'ovaires constitués de 5 à 6 ovarioles, 2 oviductes latéraux assez courts, un oviducte médian réduit, et un vagin bien différencié où débouche le fin canal de la spermathèque.

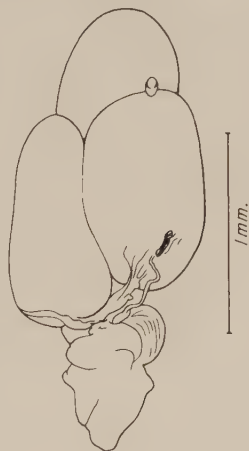


FIG. 23. — Appareil génital femelle chez une espèce à petits œufs. *Bathysciella jeanneli*. Semi-schématique. On a figuré trois œufs seulement sur les huit qui remplissent l'oviducte médian.

a) *Anatomie du tractus génital.* — Nous en donnerons une description très sommaire, en laissant de côté l'appareil ovipositeur proprement dit (Pl. L).

I. — *La chambre génitale* comprend une partie proximale, dilatée, riche en muscles, et une partie distale formant canal, plusieurs fois repliée.

On reconnaît dans la région dilatée 3 lobes : le plus petit reçoit le canal de la spermathèque. L'examen histologique montre que l'épithélium de la chambre génitale est le siège d'une intense activité sécrétoire au niveau des lobes. On observe des muscles longitudinaux et circulaires, ces derniers surtout développés autour des poches.

II. — La spermathèque est reliée au vagin par un fin canalicule, long et replié plusieurs fois sur lui-même. Arquée et très sclérotisée, elle sous-tend un muscle sur sa face concave. Une glande l'accompagne.

La glande, sphérique, consiste essentiellement en une assise de

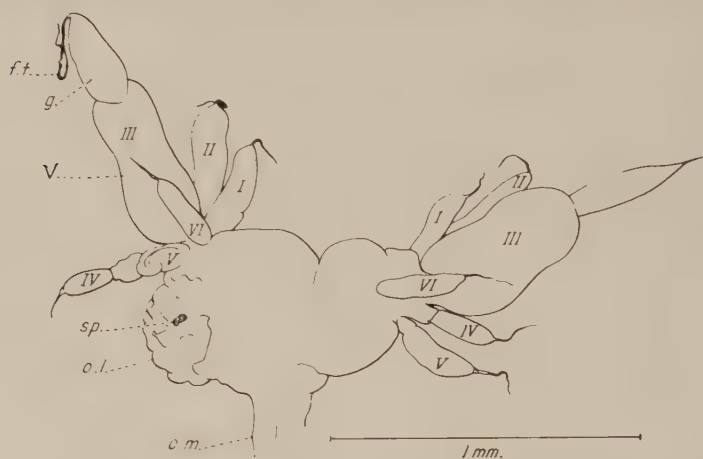


FIG. 24. — Appareil génital femelle chez une espèce à gros œufs. *Isereus colasi*. Semi-schématique. o. m., oviducte médian; o. l., oviducte latéral; sp., spermathèque; V., vitellarium; g., germarium; f. t., filament terminal; I, II, III, IV, V et VI : ovarioles.

grandes cellules sécrétrices, aux limites imprécises, bordant une lumière centrale.

Les produits de sécrétion sont déchargés dans la spermathèque par un court conduit. Les cellules glandulaires ont des noyaux volumineux, qui se caractérisent par leurs grains de chromatine abondants, notamment le long de la membrane nucléaire, et par leur nucléole, volumineux dans certaines cellules, absent dans d'autres. Elles possèdent dans leur cytoplasme de grandes vacuoles reliées au collecteur par un fin canalicule. Un épithélium irrégulier, dont on ne voit que les petits noyaux, sécrète sans doute la couche cuticulaire de la lumière centrale.

Le développement de cette glande est

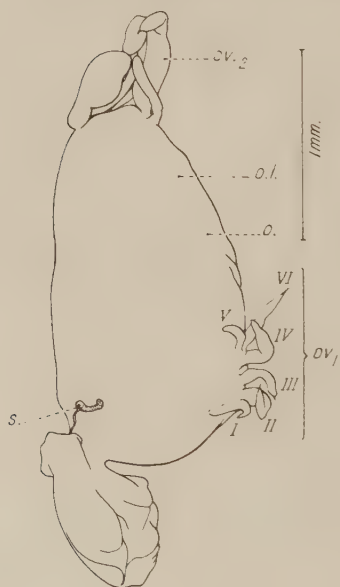


FIG. 25. — Le même avec un œuf prêt à être pondu. s., spermathèque; ov. 1 et 2, ovaires 1 et 2; o. l., oviducte latéral (devient indistinct de l'oviducte médian); o., œuf; I, II, III, IV, V et VI, ovarioles.

peut-être en relation avec l'entretien des spermatozoïdes mis en réserve lors de l'insémination, car nos expériences montrent que ceux-ci vivent et restent fonctionnels pendant fort longtemps (au moins 13 mois chez *Isereus colasi*).

III. — *Les oviductes*. — L'oviducte médian, court, présente la même structure que le vagin distal.

Les oviductes latéraux, longs et étroits chez l'imago immature, s'élargissent considérablement lorsque l'ovaire devient fonctionnel; ils confluent alors en une vaste cavité. Les tuniques musculaires, longitudinale et circulaire, sont plus minces; la circulaire atteint le pédicelle. L'épithélium paraît sécréter des produits qui remplissent parfois complètement les oviductes latéraux.

b) Anatomie microscopique de l'ovaire chez les espèces à œufs volumineux. — Notre étude porte sur *Leptodirus hohenwarti* Schm., *Speonomus longicornis* Saulcy et *Antrocharis querilhaci* Lespès (Pl. LI à LIII).

La gonade est constituée par 5 à 6 ovarioles à court pédicelle, dont les filaments terminaux, réunis, forment le ligament suspenseur.

Le germarium est un sac allongé qui montre, dans les 5/6 apicaux, une zone sombre, homogène, de grosses cellules, et, dans le 1/6 basal, une zone plus claire, où l'on distingue deux sortes de cellules : des grandes, peu nombreuses, et des petites, à contours mal définis.

Le vitellarium se caractérise par la présence d'un *unique* follicule.

Analyse histologique de l'ovariole. — 1° LES ENVELOPPES. — Les deux enveloppes cellulaires qui, d'après BONHAG (1954), entourent l'ovariole depuis le filament terminal jusqu'au pédicelle, sont difficilement décelables : gaines interne et externe se confondent plus ou moins (1). Quelques noyaux plats, irrégulièrement répartis, sont appliqués contre la paroi; les limites cellulaires ne sont pas visibles. Il n'existe pas de figures mitotiques.

2° LE FILAMENT TERMINAL. — C'est une mince bande cytoplasmique, limitée par les enveloppes ovariennes. Elle est parsemée de petits noyaux, clairs, piqués de grains de chromatine sur les bords, allongés suivant le grand axe dans la partie apicale, s'orientant ensuite perpendiculairement à celui-ci dans la partie basale. Près du septum, bien net, qui sépare le germarium du filament terminal, ils s'empilent les uns sur les autres. Les limites cellulaires sont visibles. Nous n'avons pas décelé de mitose.

3° LE GERMARIUM. — *a) La région apicale*. — Elle est formée d'une masse compacte de grosses cellules qui occupent les 5/6 du germarium. Chez l'immature (*Antrocharis querilhaci*), ces cellules sont de taille moyenne, rondes, bien délimitées, et serrées les unes contre les autres.

(1) Les techniques employées ne permettent pas une étude fine de ces structures.

Le rapport nucléocytoplasmique est élevé. Des mottes de chromatine, irrégulières, très fortement colorées par l'hématoxyline ferrique caractérisent ces noyaux. Nous n'avons pu mettre en évidence, avec l'hématoxyline ferrique, la présence de nucléole bien net de taille importante. Tout au plus observe-t-on de tout petits corps sphériques un peu plus clairs, très difficilement décelables. Peut-être le nucléole est-il masqué par l'abondance de la chromatine ? Nous n'avons pas vu de mitose.

Chez l'imago sexuellement actif (*Leptodirus hohenwarti*, *Speonomus longicornis*, *Antrocharis querilhaci*), ces cellules montrent un accroissement de taille important ; le rapport nucléocytoplasmique diminue. Leur cytoplasme, abondant, très éosinophile, a une structure finement granuleuse. Elles prennent une forme pentagonale ou hexagonale et sont serrées étroitement les unes sous les autres en colonnes parallèles. Leurs limites demeurent bien nettes. Au plein de leur activité, ces cellules émettent des globules cytoplasmiques, et des vacuoles apparaissent dans leur cytoplasme. En vieillissant (ovariole épuisé), elles montrent des plages claires, notamment dans la région apicale du germarium ; le cytoplasme perd sa colorabilité, ou même se désagrège.

Au cours de cette évolution, les noyaux semblent subir des modifications importantes. Les dimensions des grosses mottes diminuent par suite d'une dés spiralisation des filaments chromatiques. Quelques grains apparaissent, piqués sur la membrane nucléaire. La technique au vert de méthyle-pyronine met en évidence des nucléoles volumineux.

Les noyaux des vieilles cellules s'éclaircissent : seuls des filaments chromatiques minces et des granules subsistent. On soulignera l'absence de mitose.

Au milieu des grandes cellules, et contre la paroi ovariolaire, on trouve de rares petits noyaux très clairs, bordés de grains de chromatine, semblables à ceux que nous rencontrerons dans la région basale.

On aperçoit parfois des trainées cytoplasmiques, surtout dans la partie centrale de la zone basale.

PLANCHE L

FIG. 1. — Appareil génital femelle de *Speonomus longicornis*. Gr. : 65 environ. *a. o.*, appareil ovipositeur ; *o. m.*, oviducte médian ; *sp.*, spermathèque ; *gl.*, glande de la spermathèque ; *m.*, muscle de la spermathèque ; *c.*, canalicule ; *o. l.*, oviducte latéral ; *o.*, oocyte ; *v.*, vitellarium ; *g.*, germarium.

FIG. 2. — Lobe glandulaire de la chambre génitale. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 240.

FIG. 3. — Glande de la spermathèque. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 960. *l. c.*, lumière centrale ; *cut.*, cuticule ; *n. e.*, noyau épithélial ; *n. c. s.*, noyau de la cellule sécrétrice ; *v.*, vacuole. Noter, en bas et à droite, un canalicule intracellulaire.

FIG. 4. — Région apicale de l'ovariole. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 960. *f. t.*, filament terminal ; *n.*, noyau de cellule du filament terminal ; *s.*, septum ; *e.*, enveloppes ovariolaires ; *t.*, trophocytes.

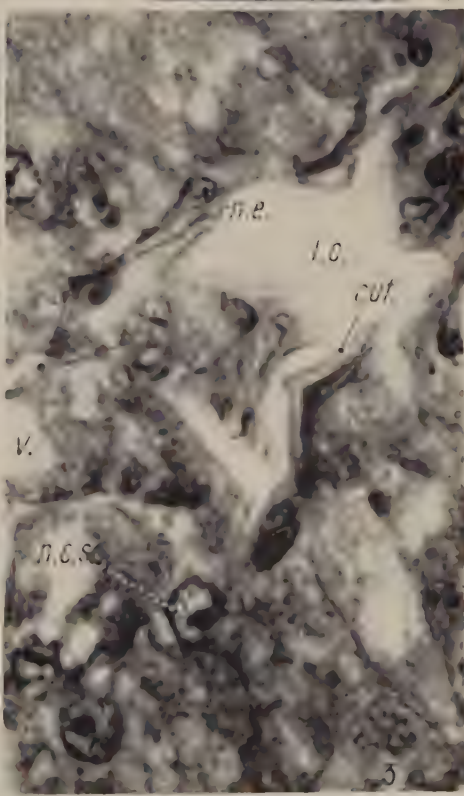
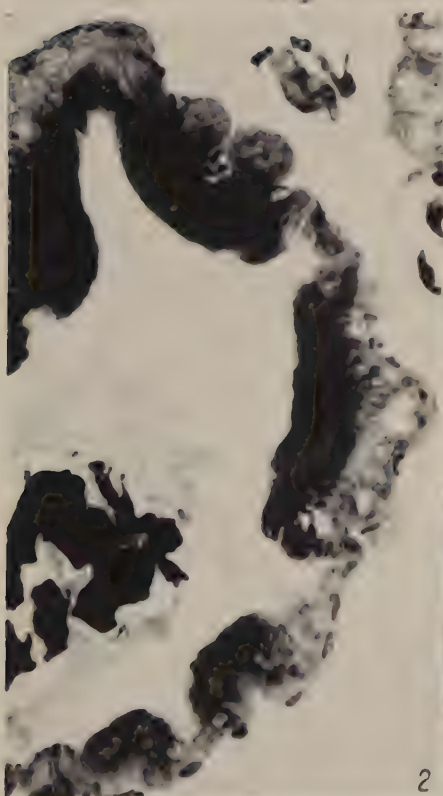
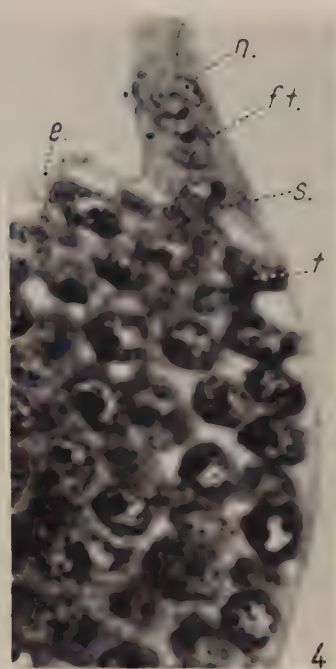
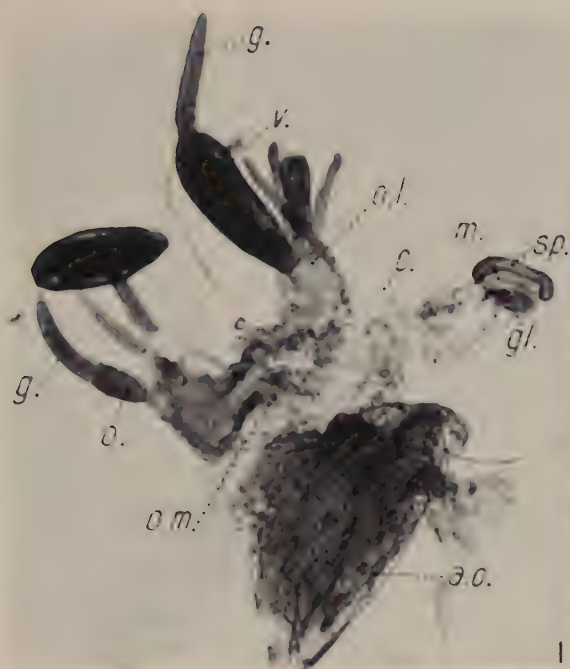


PLANCHE L

b) *La région basale.* Cette partie, séparée de la précédente par une sorte de septum conjonctif, occupe le 1/6 du germarium. Par la faible densité de ses structures, elle apparaît comme une zone claire. On y distingue trois sortes d'éléments :

1° Des petites cellules à membranes peu visibles, alignées le long du septum, ou éparpillées, ou encore rassemblées en amas. Elles possèdent des noyaux à granules chromatiques fins, peu nombreux, répartis à la périphérie, et un cytoplasme extrêmement réduit. Pas de nucléole apparent.

2° Des grosses cellules sphériques, caractérisées par un énorme noyau, ovoïde, clair, avec de rares nucléoles; la disposition de la chromatine permet de reconnaître des chromosomes en prophase. Il y a peu de cytoplasme, sa colorabilité est faible.

3° Des cordons cytoplasmiques, qui tranchent par leur chromophilie. Ils naissent dans la région apicale; certains se rendent aux grosses cellules, d'autres au vitellarium.

Un examen plus poussé permet de subdiviser la région basale en deux :

— une zone antérieure, inorganisée, où les petites cellules sont peu nombreuses;

— une zone postérieure où les éléments se modifient et s'organisent. Les petites cellules se multiplient; elles s'orientent autour des grosses cellules. Leur noyau grandit et s'enrichit en particules sidérophiles. Les grosses cellules augmentent de taille et se rangent sur un plan perpendiculaire à l'axe de l'ovariole. Le noyau s'éclaircit encore; il devient granuleux. Le cytoplasme, très éosinophile, croît; il émet des prolongements qui s'anastomosent avec les cordons cytoplasmiques.

Interprétation. — Dans l'ovaire actif, le noyau et le cytoplasme des grosses cellules de la région apicale montrent qu'elles sont le siège d'un travail sécrétoire, ce que confirme l'émission de gouttelettes. Chez l'immature, ces cellules sont inactives. Elles présentent des phéno-

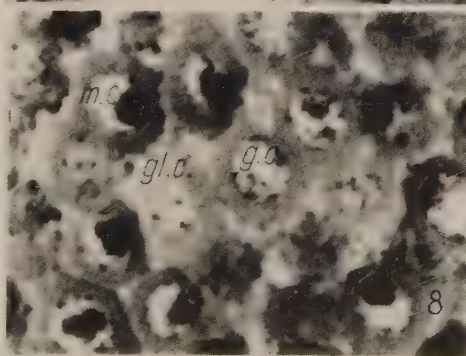
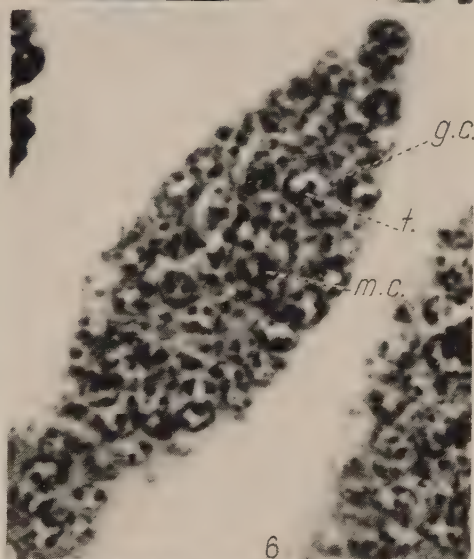
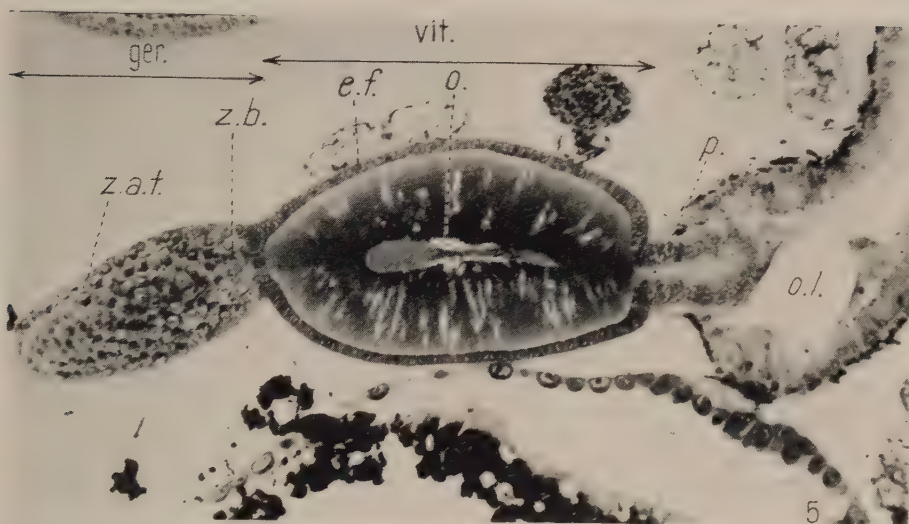
PLANCHE LI

FIG. 5. — Ovariole d'une espèce à gros œufs. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 156. *ger.*, germarium; *vit.*, vitellarium; *p.*, pédicelle; *o. l.*, oviducte latéral; *o.*, oocyte; *e. f.*, épithélium folliculaire; *z. b.*, zone basale; *z. a. t.*, zone apicale trophocytaire.

FIG. 6. — Ovariole d'individu immature. Zone apicale trophocytaire. *Antrocharis querilhaci*. Gr. : 960. *g. c.*, grain de chromatine; *t.*, trophocyte; *m. c.*, motte chromatique.

FIG. 7. — Ovariole d'individu sexuellement actif. Germarium et une partie du follicule. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 240. *z. a. t.*, zone apicale trophocytaire; *t.*, trophocyte; *z. b.*, zone basale; *o.*, oocyte dans son follicule; *n. o.*, noyau de l'oocyte; *e. f.*, épithélium folliculaire.

FIG. 8. — Trophocytes de la zone apicale du germarium chez l'individu sexuellement actif. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 960. *g. c.*, grain de chromatine; *m. c.*, motte chromatique; *gl. c.*, globule cytoplasmique.



mènes de dégénérescence dans l'ovaire vieux. L'ensemble de ces faits démontre la nature nourricière de ces cellules, qui sont donc des *trophocytes*.

Dans la région basale du germarium en activité, l'évolution des petites cellules, peu nombreuses, qui vont se multiplier et former le follicule, prouve leur nature *préfolliculaire*. Les grosses cellules, caractérisées par un volumineux noyau clair, où l'on voit les chromosomes, et dont le cytoplasme, d'abord réduit, croît ensuite abondamment, devenant très éosinophile et donnant des prolongements vers les cordons et les trophocytes, et autour desquelles se disposent les cellules préfolliculaires, sont les *oocytes*.

Ainsi, nous avons essentiellement trois sortes de cellules : les trophocytes, les cellules préfolliculaires, et les oocytes. L'ovaire est donc du type *méroïstique*. Par la ségrégation du tissu nourricier dans la région apicale du germarium, celle des cellules préfolliculaires et des oocytes dans la région basale, et l'organisation des cordons trophiques, l'ovaire des espèces étudiées correspond au type *télotrophique*.

Il présente toutefois des particularités *générales* qui l'éloignent de celui des Hémiptères, mais qui l'apparentent étroitement à celui des Coléoptères Polyphaga (BRYAN, 1954; BONHAG, 1956). Chez ces derniers, en effet (BONHAG), le tissu trophique n'est plus syncytial. Les trophocytes ne se renouvellent pas et, corrélativement, leur dégénérescence est lente. Les cordons sont discrets, apparemment inorganisés. Les cellules folliculaires sont toujours mononucléées. Enfin, on note la présence d'un tissu interstitiel. Il y a cependant quelques différences :

— les nucléoles sont visibles dans les noyaux des tissus trophique et folliculaire;

— la dégénérescence affecte les trophocytes de l'apex, et non ceux de la base du germarium;

— la présence d'un tissu interstitiel reste douteuse. On observe bien

PLANCHE LII

FIG. 9. — Ovariole avec follicule en formation. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 384. z. a. t., zone apicale trophocytaire; t., trophocyte; c. c., cordon cytoplasmique; z. b., zone basale; o., oocyte; f., follicule en formation.

FIG. 10. — Un aspect de la zone basale du germarium dans cet ovariole. Gr. : 960. t., trophocyte; c. c., cordon cytoplasmique; s., septum; n. c. pf., noyau de cellule préfolliculaire; o., oocytes; e. f. s., épithélium folliculaire stratifié.

FIG. 11. — Ovariole avec follicule formé. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 240. z. a. t., zone apicale trophocytaire; s., septum; c. c., cordon cytoplasmique; z. b., zone basale; e. f. cy., épithélium folliculaire cylindrique; f., follicule.

FIG. 12. — Aspect de la zone basale du germarium dans cet ovariole. Gr. : 960. t., trophocyte; s., septum; n. c. pf., noyau de cellule préfolliculaire; o., oocyte; m., micropyle; e. f. s., épithélium folliculaire stratifié devenant cylindrique.

FIG. 13. — Détail de l'épithélium folliculaire cylindrique montrant des cellules en division. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 2 400. c. f. cy., cellule folliculaire cylindrique; mit., mitose; o., oocyte; z. b., zone basale.

quelques rares petites cellules éparses, mais leur signification exacte nous échappe;

— enfin, le follicule est toujours unique; seul caractère qui paraisse lié à l'évolution souterraine.

4° LE VITELLARIUM. — Il est caractérisé par la présence d'un unique follicule. Son interprétation ne soulève aucune difficulté : simplement, les divers stades évolutifs du follicule ne peuvent être suivis à l'intérieur d'un *même* ovariole; mais par comparaison d'ovarioles différents.

a) *L'épithélium folliculaire*. — Au début de son développement, il est stratifié. On observe, entourant le jeune oocyte, de nombreuses cellules allongées, à rapport nucléocytoplasmique élevé et à grains de chromatine dispersés. La coloration au vert de méthyle-pyronine ne permet pas d'identifier les nucléoles. Les mitoses sont fréquentes.

Cet épithélium transitoire devient simple et passe par les trois stades reconnus par BONHAG :

— *L'épithélium cylindrique*, formé de hautes cellules prismatiques, serrées les unes contre les autres, possédant encore peu de cytoplasme, très sombre, et un noyau ovoïde, piqué de granules chromatiques épars. Les nucléoles existent, réduits, mis en évidence par le vert de méthyle-pyronine, et l'action de la ribonucléase. Les mitoses sont nombreuses.

— *L'épithélium cubique*, constitué par des grandes cellules à cytoplasme abondant, très éosinophile, et dont on voit se détacher des globules qui s'incorporent à l'oocyte. Le noyau, sphérique, grossit. La chromatine est concentrée en grosses mottes comme dans les trophocytes; des granules et filaments restant toutefois visibles. La taille des nucléoles augmente. Les cellules ne se divisent plus.

— *L'épithélium pavimenteux*, fait d'énormes cellules aplaties, étirées, de forme irrégulière, et quelquefois espacées. Le cytoplasme, plus clair, se vacuolise; il émet de nombreuses gouttelettes. Les noyaux deviennent discoïdes, les mottes de chromatine se disper-

PLANCHE LIII

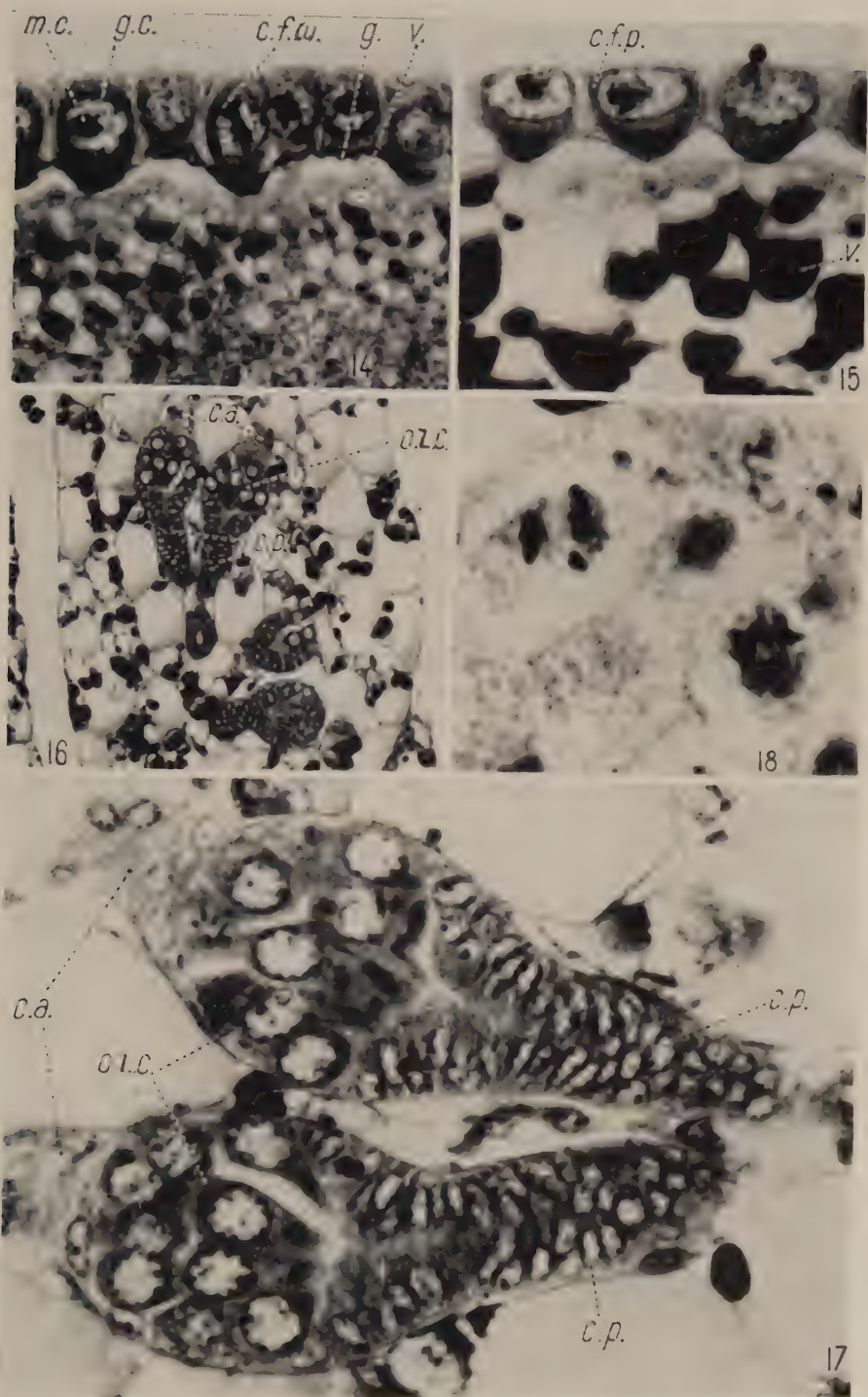
FIG. 14. — Epithélium folliculaire cubique. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 960. c. f. cu., cellule folliculaire cubique; m. c., motte chromatique; g. c., grain de chromatine; g., globule; v., vitellus.

FIG. 15. — Epithélium folliculaire pavimenteux. *Leptodirus hohenwarti*. Gr. : 960. c. f. p., cellule folliculaire pavimenteuse; v., vitellus.

FIG. 16. — Gonade. Larve de 4 mois, en prépupe. *Speonomus longicornis*. Gr. : 240. c. a., cordon antérieur; c. p., cordon postérieur; o. z. c., oogonies de la zone centrale.

FIG. 17. — Détail de la gonade. Gr. : 960.

FIG. 18. — Division des oogonies dans cette gonade. Gr. : 2 400.



sent et tendent à se réduire. Mais certains noyaux ont la même structure que dans l'épithélium cubique. Le nucléole reste inchangé. Rappelons que les cellules ne sont jamais binucléées.

b) L'oocyte. — Il subit l'évolution classique. L'éosinophilie du cytoplasme s'accroît, et le noyau se développe en vésicule germinale, dont la morphologie correspond à celle qu'en donne *Воннаг* chez *Tenebrio molitor*. De l'acide ribonucléique apparaît dans le cytoplasme au début de l'interphase et devient indécélable par les techniques histochimiques lorsque la vitellogenèse est avancée. La coloration au carmin de Best montre le glycogène enserrant les plaquettes vitellines comme chez *Oncopeltus*.

c) Les cordons nourriciers. — Les cordons cytoplasmiques, toujours très peu nets, réunissent les oocytes au tissu trophocytaire, à travers la région basale du germarium. On observe un pertuis dans l'épithélium folliculaire.

5° LE PÉDICELLE. — Il unit le vitellarium à l'oviducte latéral. Les parois sont formées de cellules cylindriques bordées extérieurement par la gaine ovariolaire. Ces cellules forment souvent un bouchon qui avance à l'intérieur de l'oviducte latéral. Les noyaux ressemblent à ceux du tissu préfolliculaire, mais sont plus grands. Parfois, la ceinture musculaire qui entoure l'oviducte remonte jusqu'au pédicelle.

c) Anatomie microscopique de l'ovaire chez les espèces à petits œufs. — Notre étude est basée sur *Speonomus delarouzei* Dieck et *Bathysciola schiödtei grandis* Fairm. (Pl. LIV).

La structure générale de l'ovaire est en tout point semblable à celle que nous venons d'exposer. Mais, chez ces espèces plus prolifiques, on peut observer, au-dessus du follicule principal, un deuxième follicule en formation très petit.

PLANCHE LIV

FIG. 19. — Ovariole d'une espèce à petits œufs. *Bathysciola schiödtei grandis*. Gr. : 240. *ger.*, germarium; *vit.*, vitellarium; *f. t.*, filament terminal; *z. a. t.*, zone apicale trophocytaire; *o.*, oocytes; *z. b.*, zone basale; *j. f.*, jeune follicule; *f. p.*, follicule principal; *e. f.*, épithélium folliculaire.

FIG. 20. — Zone apicale trophocytaire et zone basale. Détail. Gr. : 960. *t.*, trophocyte; *nu.*, nucléole; *g. c.*, grain de chromatine; *o.*, oocyte; *n. c. pf.*, noyau de cellule préfolliculaire.

FIG. 21. — Épithélium folliculaire cubique. Les cellules folliculaires présentent de gros boyaux cytoplasmiques. *Bathysciola schiödtei grandis*. Gr. : 2 400. *b. c.*, boyau cytoplasmique; *cy.*, cytoplasme; *g. c.*, grain de chromatine; *nuc.*, nucléole; *v.*, vitellus.

FIG. 22. — Gonade. Nymphe. *Bathysciola schiödtei grandis*. Gr. : 240. *z. a. t.*, zone apicale trophocytaire; *z. b.*, zone basale; *e.*, épithélium folliculaire; *p.*, pédicelle.

FIG. 23. — Détail de la gonade. Gr. : 960.

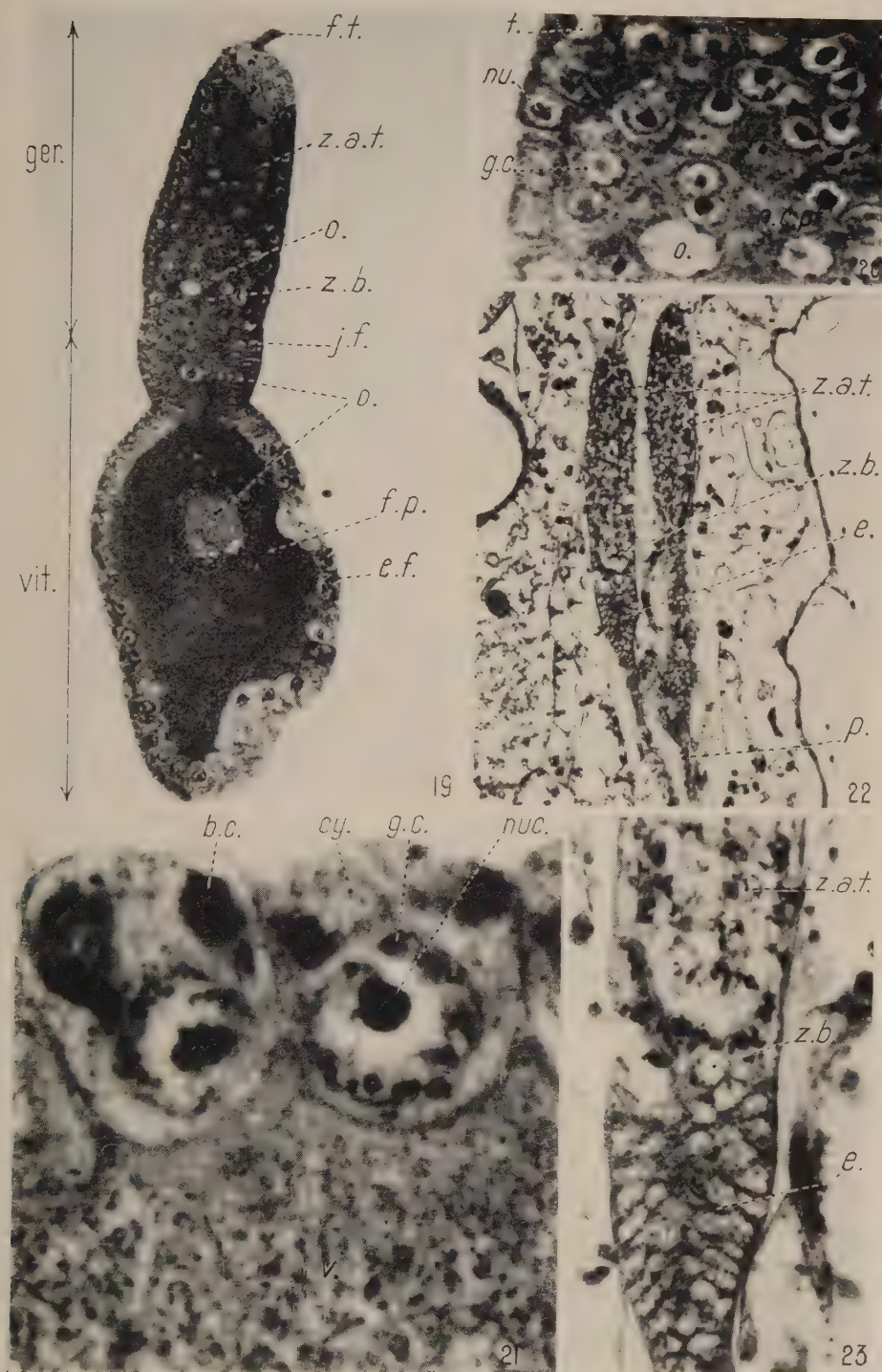


PLANCHE LIV

On relève aussi quelques différences dans la structure histologique de certains constituants cellulaires de l'ovariole, notamment des trophocytes et des cellules de l'épithélium folliculaire définitif.

Chez l'imago sexuellement actif, les trophocytes et les cellules folliculaires présentent dans leur noyau un énorme corps, central ou légèrement excentrique, chromophile, mais plus clair que les granules de chromatine qui bordent la membrane nucléaire. Ce corps bien délimité paraît homogène. La technique au vert de méthyle-pyronine, avec contrôle par la ribonucléase, prouve sa nature nucléolaire.

Chez l'individu immature, cette formation nucléolaire n'existe pas, et l'image des cellules reste identique à celle que nous avons signalée chez les espèces à gros œufs. Il semble donc que cette modification des noyaux soit liée à l'activité ovarienne; la taille du nucléole reflétant l'intensité du travail sécrétoire. Si notre interprétation était correcte, la moindre importance du nucléole chez les espèces à gros œufs serait à rapprocher de la lenteur de la vitellogenèse. Toutefois, BOXHAG, constatant l'absence de nucléole dans les trophocytes et les cellules folliculaires du *Tenebrio molitor*, évoque la possibilité d'une activité sécrétoire sans évolution nucléolaire visible. Outre la présence de ces nucléoles, signalons les petits grains très noirs de chromatine le long de la membrane nucléaire. On ne retrouve pas ici les grosses mottes si caractéristiques des noyaux trophocytaires et folliculaires des ovaires à gros œufs, seuls sont figurés quelques filaments, éparpillés autour du nucléole.

Dans le tissu trophique les limites cellulaires restent bien nettes chez *Speonomus delarouzei*, mais, chez *Bathysciola schiödtei grandis*, dans l'ovariole âgé particulièrement, celles-ci disparaissent, surtout dans la région apicale où l'on observe souvent un commencement de dégénérescence; il n'est pas rare de rencontrer des cellules binucléées, ou même multinucléées. Les cordons cytoplasmiques sont visibles, surtout chez *Bathysciola schiödtei grandis*, où l'on peut même distinguer le cordon de l'oocyte le plus âgé. Celui-ci traverse le tissu préfolliculaire et longe les cellules de l'épithélium folliculaire transitoire, en contournant le petit oocyte en formation. Le septum, qui sépare le tissu trophique du tissu préfolliculaire dans les ovaires à gros œufs, est à peine décelable chez *Speonomus delarouzei*; il s'efface complètement chez *Bathysciola schiödtei grandis*.

Dans les épithéliums folliculaires, cubiques et pavimenteux surtout, le noyau possède un énorme nucléole avec très peu de chromatine, disposée en amas, et les cellules, des *boyaux cytoplasmiques* dont la richesse en ARN est démontrée par la technique au vert de méthyle-pyronine et passage à la ribonucléase. Par leur structure lamellaire à certains endroits, ces formations riches en ARN rappellent les *parasomes* des cellules glandulaires.

Dans le germarium, les oocytes paraissent plus nombreux que chez les espèces à gros œufs (1). Nous avons affaire ici à des *Bathysciinae*

(1) Pour le démontrer en toute rigueur, il faudrait comparer des ovaires jeunes.

nettement plus féconds. Conséquence d'une cadence d'émission plus rapide, on observe fréquemment la présence simultanée de deux follicules.

d) Conclusions. — De l'étude anatomique de l'appareil génital femelle, on dégagera les caractères suivants :

— Structure très homogène : ovaire composé de 6 ovarioles, chambre génitale dilatée et sécrétrice, spermathèque sclérotisée, reliée au vagin par un fin canalicule.

— Ovariole d'un type télotrophique particulier, comme chez *Tenebrio molitor*.

— Pas de différences histologiques majeures entre les ovaires des espèces à petits œufs et ceux des espèces à gros œufs. Les seules particularités seraient d'ordre physiologique : elles concernent la vitellogenèse, d'où des variations dans la structure des trophocytes et des cellules folliculaires (1).

e) Remarque. — A propos du développement post-embryonnaire des gonades, signalons que la division des oogonies a lieu pendant la nymphose; elle commence vers le quatrième mois de la vie larvaire (prépupe). Chez la nymphe âgée, comme chez l'imago, nous n'avons jamais observé de divisions dans le tissu trophique, ni dans les oocytes (Pl. LIII et LIV).

Les oogonies occupent la région centrale, entre les cordons ovariens antérieur et postérieur. Elles se divisent pour donner les oocytes, peu nombreux, et les cellules nourricières.

B. — APPAREIL DIGESTIF ET RÉSERVES

a) Larve. — On a vu (chap. IV) que le cycle évolutif des larves de *Bathysciinae* subit une contraction, radicale chez les formes évoluées. Ceci nous a conduit à une étude comparative de l'appareil digestif.

I. — ESPÈCES A DÉVELOPPEMENT CLASSIQUE (*Bathysciola schiödtei grandis*, *Speonomus delarouzei*). — Notons immédiatement que le tube digestif ressemble beaucoup à celui que l'on rencontre habituellement chez les Coléoptères.

Quand la larve s'alimente (fig. 26), l'intestin antérieur est bref, le ventricule très développé et l'intestin postérieur replié sur lui-même. Par rapport au mesenteron, les longueurs sont respectivement de 1/6 et 1. Les tubes de Malpighi, au nombre de quatre, sont fins.

(1) Chez les *Trechinae* troglobies (Adephaga), dont l'ovaire est polytrophique et où le nombre des ovarioles varie, on note que la réduction du nombre des ovarioles ne va pas nécessairement de pair avec la production d'œufs riches en vitellus (S. DELEURANCE, 1960).

Le stomodeum. Le pharynx et l'œsophage sont courts; le proventricule peu marqué. Sa structure histologique est uniforme : épithélium plat, intima chitineuse assez épaisse, tunique musculaire faible. On remarquera, contrairement à *Parabathyscia doderoi* décrit par MEXOZZI (1936), que le proventricule ne possède pas d'éléments chitineux différenciés (lamelles ou épines). La paroi interne du stomodeum présente quelques plis longitudinaux. Les lèvres de la valvule cardiaque sont petites.

Le mesenteron s'étend du prothorax au 7^e segment abdominal; il

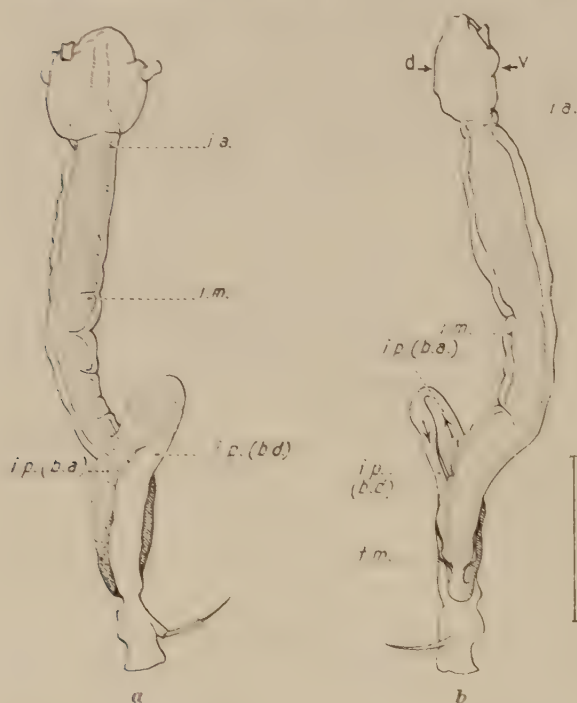


FIG. 26.

Appareil digestif des larves à cycle évolutif classique. *Bathysciola schiödtei grandis*. Larve jeune.

a. Face dorsale.

b. Face ventrale.

Echelle : 500 μ .

Pour la légende, cf. figure 28.

occupe presque entièrement tout l'intérieur du corps. A la différence de *Parabathyscia*, sa structure est simple; il ne possède pas de cæcums. L'examen histologique montre un épithélium cylindrique formé de cellules à bordure apicale finement striée. Nous n'avons vu ni cryptes ni cellules régénératrices. La membrane péritrophique naît par délamination. Les lamelles concentriques, soudées dans la région antérieure, se séparent ensuite. Il n'existe pas de système de presse. Nous n'avons pas observé de phénomène de dégénérescence dans l'épithélium digestif. Sur nos coupes, les intestins antérieur et moyen ne sont jamais vides. La tunique musculaire reste peu développée.

Le proctodeum comprend une partie ascendante, plus étroite que le ventricule, et une partie descendante, plus grêle, qui se renfle légèrement dans sa région anale. On remarque une dilatation ampullaire sous l'insertion des tubes de Malpighi et un étranglement dans le tiers

antérieur de la portion descendante. L'épithélium du proctodeum est plat, son intima chitineuse épaisse. Dans la région rectale, de nombreux replis longitudinaux rétrécissent la lumière. La branche ascendante est encombrée de résidus chitineux, la branche descendante libre. La tunique musculaire est assez peu développée.

Quand la larve, cessant de s'alimenter, entre dans la période pré-

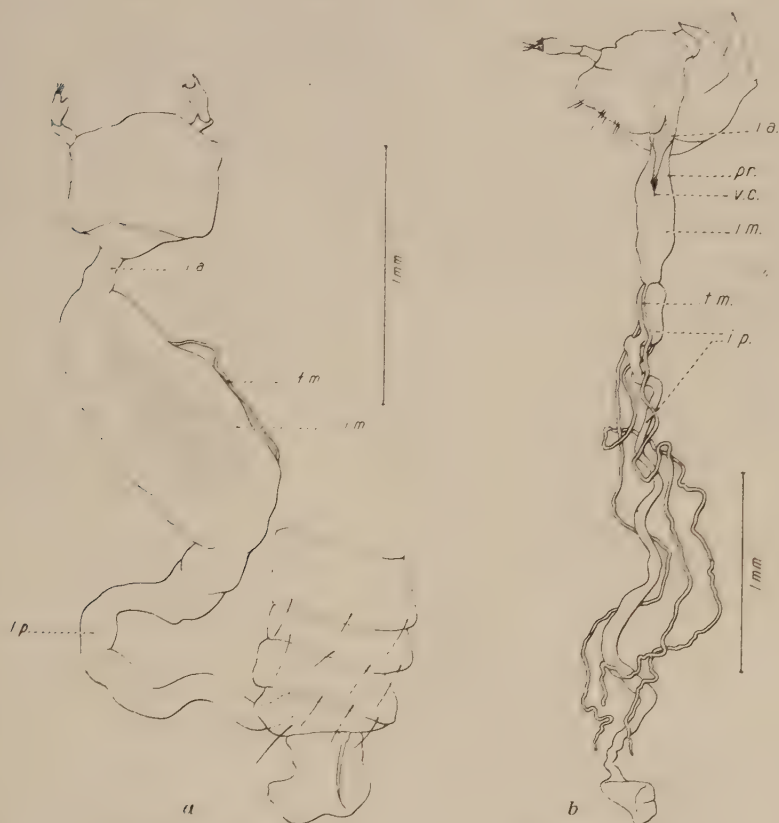


FIG. 27. — Appareil digestif des larves à cycle évolutif contracté. *Isereus colasi*.

a. Larvule dans l'œuf. Face dorsale. b. Larve de 1 mois. Face dorsale.

Pour la légende, cf. figure 28.

nymphale, on observe de profondes modifications. L'importance du ventricule diminue : son calibre se réduit des deux tiers et sa longueur de moitié ; il ne s'étend pas au-delà du premier segment abdominal. Ses parois collabées remplissent complètement la lumière. On ne distingue plus de membrane péritrophique et les tuniques musculaires, surtout la circulaire, s'épaississent. La valvule cardiaque se clôt.

L'appareil digestif n'est plus fonctionnel.

II. — ESPÈCES À DÉVELOPPEMENT CONTRACTÉ (*Antrocharis querilhaci*, *Speonomus longicornis*, *Isereus colasi*). — Ici, à sa naissance (fig. 27 b),

la larve possède un appareil digestif comparable à celui que nous venons de décrire dans sa forme non fonctionnelle.

Le ventricule est remarquable par sa petite taille : sa longueur égale le $1/7$ de la longueur totale du tube digestif. Le proctodeum, grêle, présente de nombreuses sinuosités; il ne se replie pas sur lui-même mais s'étend régulièrement suivant l'axe du corps. Il égale les $5/7$ du système digestif. Par suite de la réduction du ventricule, le proctodeum remonte très haut. Les quatre tubes de Malpighi entourent l'intestin postérieur. L'étude histologique montre un œsophage étroit. Les cel-

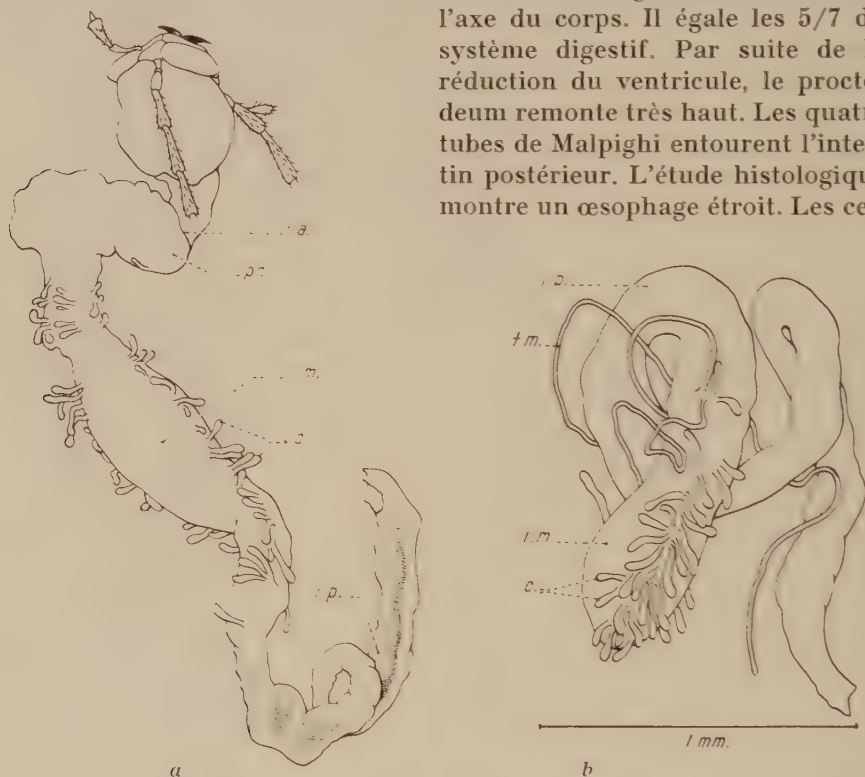


FIG. 28. — Appareil digestif de l'imago. *Isereus colasi*. a. Ensemble. Face dorsale. $\times 50$. b. Détail de l'intestin moyen et postérieur montrant le départ des tubes de Malpighi.

Légende : i. a., intestin antérieur; i. m., intestin moyen; i. p., intestin postérieur; (b. a.), branche ascendante; (b. d.), branche descendante; c., cæcums; t. m., tubes de Malpighi; pr., proventricule; v. c., valvule cardiaque.

lules épithéliales, très vacuolisées, remplissent complètement le ventricule. On n'aperçoit ni plateau strié ni membrane péritrophique. Le raccourcissement du mesenteron fait paraître très épaisses les tuniques musculaires, surtout la circulaire. La valvule cardiaque, close, forme une sorte de bouchon chitineux. Nous n'avons pu déceler aucun aliment ou résidu dans tout l'intestin. Signalons parfois dans le pharynx, des éléments figurés qui seraient d'après MENOZZI des Sporozoaires, et des corpuscules minéraux (calcaire ?). L'intestin postérieur n'a rien de particulier.

Les tubes de Malpighi se composent de grandes cellules et ont une lumière très étroite.

On notera que, chez l'embryon (fig. 27 a), le tube digestif fonctionne. Sa structure est très voisine de celle des larves jeunes du cycle classique. L'intestin moyen, fort long et largement dilaté, égale le proctodeum; il est rempli de matières.

RÉSERVES. — Chez la larve à évolution classique, les réserves paraissent se composer essentiellement de produits lipidiques pendant la période alimentaire, alors que, dans la période prénymphe, elles sont surtout formées de protides (gros grains sidérophiles).

Chez la larve à cycle contracté, les cellules du corps adipeux contiennent, dès l'éclosion, des enclaves sidérophiles dont la nature protidique paraît probable. On n'y rencontre pas les « images négatives » d'inclusions lipidiques, si fréquentes chez les larves à développement classique durant la période alimentaire. On peut rapprocher ces observations des valeurs suivantes, fournies par le dosage des lipides sur des lots de 10 individus (*Speonomus longicornis*) : larve de 3 mois : 6 %, prépupe : 3 %, et imago femelle : 4 %.

Cette courte étude confirme, sur le plan anatomique, les observations éthologiques concernant les cycles évolutifs. Nous pouvons donc affirmer que la fonction anabolique de la larve disparaît chez les *Bathysciinæ* évolués.

b) *Imago*. — Nous donnerons un bref aperçu morphologique de l'appareil digestif de l'imago (*Isereus colasi*) (fig. 28).

Assez simple, il ne présente pas les particularités reconnues par MENOZZI chez *Parabathyscia doderoi*.

L'intestin antérieur comprend un œsophage bien développé, assez long, auquel fait suite un proventricule dilaté, aux parois armées intérieurement de longues épines dirigées vers l'arrière. Les lèvres de la valvule cardiaque portent quelques fortes épines. Le ventricule se présente comme un sac, renflé dans sa partie médiane. Il possède deux rangs longitudinaux de cæcums, plus longs et plus nombreux dans la portion distale où s'ouvrent les quatre tubes de Malpighi. Trois ou quatre rangs de cæcums ceignent la région antérieure. L'intestin postérieur est un tube à calibre variable.

Comparé à l'appareil digestif de la larve du cycle classique, les différences essentielles portent sur la présence d'épines chitineuses dans le proventricule et de cæcums mésentériques. Nous n'avons pas observé de symbiotes.

CHAPITRE VII

CONCLUSIONS. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES BATHYSCIINÆ TROGLOBIES

Nous résumerons dans ce chapitre les données essentielles acquises au cours de notre étude. En les comparant avec ce qui est connu à ce jour chez les autres Invertébrés cavernicoles, on essaiera de dégager ce qui apparaît caractéristique chez le troglobie.

A. — BIOLOGIE

a) Longévité des imagos. — Nous l'estimons, pour les deux sexes, à 4 ou 5 ans. La vie larvaire reste toujours très *inférieure* à celle de l'imago. Il semble que ce soient là des caractères corrélatifs de l'habitat hypogé. R. GINET (1960) les a signalés chez un aquatique, le *Niphargus orcinus virei* Ch. (Amphipode).

b) Activité. — L'absence de rythme nycthéméral est un phénomène très général (R. GINET, 1960; PARK, ROBERTS et HARRIS, 1941); on observera qu'il en va de même chez les Termites, Insectes très lucifuges (G. RICHARD, 1951). Signalons, par contre, la persistance du rythme nycthéméral chez un Gastéropode troglophile : *Oxychilus cellarius* Müll. (R. R. TERCAFS, 1961).

c) Industrie. — La construction d'une logette de mue est l'élément original à signaler. Cette particularité pourrait être rapprochée de l'extrême sensibilité des animaux au microclimat, et donc représenter une caractéristique de l'éthologie des Cavernicoles. A. VANDEL (1958) qui a retrouvé des logettes de mue chez un Isopode, *Scotoniscus macromelos* Racovitza, pense que ce phénomène est lié au milieu hypogé.

d) Nourriture. — Malgré leur éclectisme, les Insectes vivent en état de sous-alimentation chronique (A. S. PACKARD, 1871-1886; K. W. VERHOEFF, 1928; L. FAGE, 1955). La Grotte possède une faible capacité biogénique et nous croyons que le maintien de la faune dépend d'apports nutritifs exogènes : nous ne pensons pas qu'elle puisse vivre en autarcie. Il semble bien d'ailleurs que les troglobies soient plus fréquents près des entrées des grottes, où s'amassent les

matières alimentaires : c'est également l'avis de R. JEANNEL (1943). La résistance au jeûne, plus faible que chez *Niphargus* (R. GINET, 1960), reste importante.

Chez les espèces à gros œufs, on retiendra la présence d'un rythme alimentaire, marqué par une phase d'anorexie avant la ponte.

En ce qui regarde les larves, la réduction de la phase alimentaire est un fait capital : chez les espèces à cycle évolutif *contracté*, elles ne s'alimentent plus du tout. Chez les autres, on soulignera le cas de *Speonomus delarouzei* où l'expérimentation révèle des possibilités latentes dans cette réduction : la nourriture peut être totalement supprimée au dernier stade; et même, soumise au jeûne dès la fin du premier tiers du stade I, la larve achève normalement son développement. Les étapes évolutives atteintes par *Bathysciella jeanneli* et *Diaprysius serullazi*, où subsistent des stades durant lesquels la larve ne s'alimente pas, pourraient ainsi s'expliquer.

Cette évolution aboutit à la suppression du rôle anabolique joué par la larve chez l'Insecte.

Autre fait à remarquer : les *Bathysciinæ* ne s'abreuvent pas; l'eau serait captée à l'état de vapeur à travers la cuticule. Ce caractère nous apparaît comme décisif de leur spécialisation écologique.

e) Ecologie. — On considère généralement (E. G. RACOVITZA, 1907; R. JEANNEL, 1943; L. DRESKO-DEROUET, 1960; R. GINET, 1960, etc.) que l'obscurité, si elle représente pour l'Homme la caractéristique frappante du milieu cavernicole, ne semble pas avoir retenti d'une manière prépondérante sur leur évolution. On connaît le cas des guanobies (*Atheta subcavicola* Ch. Brisout), oculés, ailés et pigmentés.

Les *Bathysciinæ* semblent assez tolérants, puisqu'on les trouve parfois en pleine lumière; nous en avons élevé ainsi sans dommage.

Cependant, H. COIFFAIT (1960) pense que l'absence de lumière doit agir sur la pigmentation par l'intermédiaire des glandes endocrines.

Conformément à l'opinion de R. JEANNEL (1926, 1943), sur le caractère relatif de la sténothermie des troglobies, les *Bathysciinæ* supportent, *dans l'immédiat*, des écarts de température appréciables : on a vu que les points léthaux, inférieur et supérieur, du *Speonomus diecki* se situaient aux environs de -5° et $+25^{\circ}$ C. R. GINET (1960) a trouvé $-0^{\circ},5$ et $+24,5^{\circ}$ C. pour *Niphargus o. virei* et L. DRESKO-DEROUET (1960) -5° et $+37^{\circ}$ C. pour une araignée troglophile *Meta menardi* Latr. En fait, les troglobies se caractérisent surtout par une échelle des températures compatibles avec la vie décalée vers le bas. Toutefois, les espèces évoluées semblent moins tolérantes.

On soulignera que l'analyse des actogrammes montre une forme d'activité analogue pour les deux sexes, quoique distincte.

L'action *prolongée* de la température indique qu'en fait la sténothermie reste tout de même assez stricte. Nous l'avons notamment observé à propos du développement : à 16° C. l'évolution normale devient l'exception. En outre, des malformations apparaissent chez la

larve. On notera l'action différentielle de la température : la larve, surtout vers la fin de son évolution, est de beaucoup la plus sensible. Il semble également qu'une température élevée ne permette pas la conservation de l'espèce. La température possède une action marquée sur la longévité : celle-ci pourrait varier du simple au double pour une différence de 7° C. chez *Speonomus delarouzei*.

Les auteurs sont unanimes pour attribuer à l'hygrométrie un rôle primordial (1). Elle joue sur les phénomènes respiratoires (P. RÉMY, 1925) et sur le métabolisme général (L. FAGE, 1931; L. DRESCO-DEROUET, 1950, 1960). Mais aussi, *directement* sur l'approvisionnement en eau, si, comme nous avons lieu de le supposer, celle-ci est absorbée à l'état de vapeur par le tégument. D'où une dépendance très étroite des Insectes à tous les états vis-à-vis de ce facteur et corrélativement une très grande sensibilité à l'agitation de l'air (évaporation).

D'après nos élevages, on remarquera toutefois que la saturation — ou la sursaturation — de l'atmosphère sont *défavorables* : il semble alors que cette situation soit préjudiciable aux échanges gazeux.

Au sujet des milieux écologiques, signalons que nos Insectes paraissent indifférents à la nature des sols.

f) Hybridation. — Nos essais de croisement (*Iserius colasi* × *Iserius serullazi*) montrent qu'on peut s'attendre à ce que des « espèces », géographiquement isolées, soient interfécondes; ce qui soulève évidemment la question de leur position systématique.

g) Reproduction. — La ponte est soumise à des conditions écologiques beaucoup plus rigoureuses que celles requises pour la survie de l'imago. Son déclenchement dépend de facteurs immédiats, en particulier : l'hygrométrie et l'agitation de l'air; autrement l'œuf est résorbé. Son déterminisme est lié à une structure écologique; il est indifférent au milieu pédologique. La lumière n'inhibe pas la ponte.

La femelle devient mature au bout de 3 à 5 mois. Les copulations ont lieu toute l'année. Les œufs non fécondés avortent. Après insémination, la femelle peut rester jusqu'à 13 mois sans mâle, une spermatèque très développée assurant la conservation de la liqueur séminale.

Chez les espèces qui pondent des gros œufs, la fécondité est faible (de l'ordre de 60 œufs au total); chez les autres, elle n'atteint sans doute par 500 œufs. La fécondité reste étroitement tributaire de la nourriture chez les espèces évoluées.

La disparition du cycle de ponte saisonnier caractérise nos troglodytes. Ce phénomène a été signalé par nous (1955) chez une Araignée, *Leptoneta microphthalma* Simon, mais également chez des aquatiques : A. M. BANTA (1907) sur l'Amphipode *Eucrangonyx gracilis*, H. S. SPANDL (1926), R. HUSSON et J. DAUM (1953), J. DAUM (1954) sur l'Isopode *Cæcosphæroma burgundum* Dollf. et aussi S. KARAMAN (1943), R. HUSSON (1950), J. BALUZUC (1954) sur *Niphargus o. virei* Ch.

(1) R. JEANNEL (1926) parle de *sténohygrobiose*.

Toutefois, l'absence d'un cycle de reproduction saisonnier n'est pas admise par tous : L. FAGE (1931) pour les Araignées hypogées, A. VANDEL (1947) pour les Isopodes et R. GINET (1960), notamment pour un aquatique, *Niphargus o. virei*. Ce point de vue est surtout déduit du fait que des variations climatiques saisonnières non négligeables existent dans les grottes (1). Il ne faut pas oublier cependant que les Insectes terrestres vivent au contact étroit du sol, dans un film d'air où l'amplitude des écarts est considérablement atténuée (A. K. IABLOKOFF, 1949) et que d'autre part, ils compensent les variations climatiques par des déplacements (migrations) : en fait, *le Troglobie tend à vivre dans un climat constant*.

h) Développement. — C'est dans sa forme que nos troglobies ont subi leurs plus profondes modifications. On assiste à une régression dans le nombre des stades larvaires, réduit au seul premier stade chez les espèces les plus évoluées. Parallèlement, la taille de l'œuf augmente, l'activité de la larve s'amenuise et la nutrition disparaît.

Cette évolution est conditionnée par l'élaboration d'un œuf volumineux, extrêmement riche en réserves. On soulignera que les cycles évolutifs, *classique* ou *contracté*, peuvent coexister dans un même genre (*Speonomus*).

Pour G. GRANDI (1953), le type de développement *contracté* est à rapprocher de la *cryptométabolie*, telle qu'elle s'observe chez certains Diptères *Termitoxeniidæ* (*Clitelloxenia*) et des Coléoptères *Staphylinidæ* tropicaux, comme les *Zyras*.

On notera que les temps passés sous chacun des trois états — œuf, larve et nymphe — tendent à s'égaliser.

Comme on l'a signalé chez d'autres groupes (L. FAGE, R. HUSSON et J. DAUM, L. DEROUET-DRESCO, R. GINET, S. DELEURANCE, etc.), le développement est très lent — de 9 mois à 1 an.

Il n'y a pas de variation saisonnière.

Du point de vue éthologique, la larve dispose d'un temps relativement bref avant de s'enfermer dans sa logette. De sorte que, surtout chez les espèces évoluées, elle n'a guère latitude pour corriger les erreurs commises par la femelle dans le choix du lieu de ponte. Ceci implique une très grande rigueur dans le déterminisme de la ponte.

En ce qui regarde la systématique, on remarquera l'absence d'une coïncidence stricte entre cycle évolutif et type morphologique, larvaire ou imaginal.

B. — MORPHOLOGIE

a) Larves. — Sous l'action du milieu, les larves ont subi des modifications d'un caractère *général*, dans le sens d'une *simplification*. Chez les *Euryscapes*, nous avons pu ainsi jalonner cette évolution en rencon-

(1) Ce qui peut entraîner un cycle *écologique*.

naissant deux types fondamentaux, entre lesquels se placent des formes *intermédiaires* (1).

Dans le premier — *type classique* — les espèces ont en commun : des soies composées, des mandibules dissymétriques, des *rétinacles* et une *prostheca*, des *paraglosses*, des cerques biarticulés, le deuxième article long et cilié;

dans le second — *type évolué* : des soies simples, des mandibules symétriques, pas de *rétinacles* ni de *prostheca*, pas de *paraglosses*, des cerques très courts, uniarticulés (?).

Entre ces extrêmes se placent des formes *intermédiaires*, à mandibules devenant symétriques :

1° Celles qui n'ont plus de *prostheca*, et dont les cerques amorcent leur réduction (*Troglodromus*, *Iserius*).

2° Celles qui ont perdu en outre les *rétinacles* et les *paraglosses* (*Royerella*, *Cytodromus*) et, finalement, qui ne présentent plus que des soies simples (*Diaprysius*).

Chez les *Brachyscapes*, on observe une division analogue : *Hohenwartia freyeri* (ou *robici*) est du type classique, alors que *Leptodirus hohenwarti* se classe dans le type évolué (ici les cerques ont même totalement disparu).

b) Nymphe. — A la différence des larves, elles ont été peu marquées (2), conservant même leurs ptérothèques alaires.

Nos connaissances sont encore restreintes car, à part quelques larves du type classique, recueillies dans la nature, les seules connues à ce jour sont le produit de nos élevages. Cependant, elles permettent deux remarques :

1° Les larves ont réagi au milieu avec une certaine indépendance par rapport aux imagos. Ainsi, dans le même genre *Speonomus*, coexistent les types larvaires *classique* et *évolué*.

2° Ceci est un corollaire : les caractères larvaires des *Bathysciinæ* ne cadrent pas avec la systématique des espèces.

C. — ANATOMIE

a) Appareil génital femelle. — Quel que soit le degré d'évolution de l'espèce, sa structure reste très homogène. La gonade comprend 6 ovarioles; la chambre génitale, lobée, possède des parois sécrétrices; la spermathèque, bien développée et sclérotisée, s'accompagne d'une glande.

L'ovaire, du type télotrophique, s'apparente à celui du *Tenebrio molitor* — tissu trophique non syncitial, cordons nourriciers discrets,

(1) Chez les espèces qui pondent des gros œufs, rappelons que seul subsiste le premier stade larvaire.

(2) Ce phénomène tient sans doute au fait que la nymphe — par son écologie même — représente un stade qui est peu affecté par le changement de milieu.

cellules folliculaires mononucléées, présence d'un tissu interstitiel —, avec quelques caractères particuliers : nucléoles des trophocytes visibles, dégénérescence de ces derniers débutant par l'apex du germarium, tissu interstitiel rare, follicule unique. On n'observe aucune différence majeure entre les espèces. Tout au plus indiquons, chez les espèces qui pondent de petits œufs, certaines particularités d'ordre physiologique reflétées par la présence de volumineux nucléoles dans les trophocytes et les cellules folliculaires, de boyaux cytoplasmiques dans ces dernières, et d'un deuxième follicule.

b) Appareil digestif et réserves. — Les larves à développement classique ont un tube digestif normal. Chez les autres, il s'atrophie et devient non fonctionnel, alors que chez l'embryon il est normal et fonctionnel.

Chez les premières, les réserves sont à prépondérance lipidique; chez les secondes, au contraire, les protéides dominent.

L'imago possède un appareil digestif plus complexe, avec épines chitineuses dans le proventricule et cæcums mésentériques.

BIBLIOGRAPHIE

1954. BALAZUC (J.). — Les Amphipodes troglobies et phréatobies de la faune Gallo-rhénane, in CHAPPUIS (P. A.) et DELAMARE DEBOUDEVILLE (C.) : Recherches sur les Crustacés souterrains (10, *Biospeologica*, 74, Arch. Zool. exp. et gén., **91**, n° 1, p. 153-193).
1907. BANTA (A. M.). — The fauna of Mayfield's Cave (*Publ. Carnegie Instit.*, **67**, p. 1-114).
1953. BONHAG (P. F.) et WICK (J. R.). — The functional anatomy of the male and female reproductive systems of the Milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* Dallas (*Heteroptera Lygæidæ*) (*Journ. Morph.*, **93**, n° 2, p. 177-284).
1958. BONHAG (P. F.). — Ovarian structure and vitellogenesis in Insects (*Ann. Rev. Ent.*, **3**, p. 137-160).
1931. BÖVING (A. G.) et CRAIGHEAD (F. C.). — An illustrated synopsis of the Principal Larval Forms of the order *Coleoptera* (*Entomologia Americana*, **11**, p. 1-350).
1931. BRASAVOLA DE MASSA (A.). — Note sulle larve dei generi *Neobathyscia* Müll. et *Royerella* Jeann. (con 1 tav.), Esplorazione Scientifica delle grotte dei dintorni di Rovereto (*Pubblicazione fatta per cura della Società del Museo Civico in Rovereto*, **63**, p. 13-14).
1954. BRYAN (J. H. D.). — Cytological and cytochemical studies of oogenesis of *Popilius disjunctus* Illiger (*Coleoptera Polyphaga*) (*Biol. Bull.*, **107**, n° 2, p. 64-79).
1948. BURBANCK (W. D.), EDWARDS (J. P.) et BURBANCK (M. P.). — Toleration of lowered oxygen tension by cave and stream crayfish (*Ecology*, **29**, n° 3, p. 360-367).
1952. CERRUTI (M.) et PATRIZI (S.). — Diagnosi preliminare di due nuove specie di Bathysciini cavernicole de Lazio (*Boll. Soc. Ent. Ital.*, **82**).
1955. CERRUTI (M.). — Morfologia ed ecologia comparate di due *Bathysciinæ speleobii* (*Coleopt. Catopidæ*) (*Fragm. Ent.*, **2**, n° 1, p. 1-15).
1960. COIFFAIT (H.). — Contribution à la connaissance des Coléoptères du sol (*Vie et milieu*, Suppl. n° 7, p. 1-204; Hermann, Paris, n° 1260).
1951. CONCI (C.). — Contributo alla conoscenza della Speleofauna della Venezia Tridentina (*Mem. Soc. Ent. Ital.*, **30**, p. 5-76).
1954. CONCI (C.) et TAMANINI (L.). — Un interessante caso di biospeleologia e di nomenclatura : *Halbherria mandriolensis* Conci et Tamanini 1951 e sinonimo di *H. Stefani* Breit 1914 (*Boll. Soc. Ent. Ital.*, **84**).
1955. CONDÉ (B.). — Matériaux pour une monographie des Diploures Campodéidés (*Mém. Mus. Nat. Hist.*, nouv. série, série A, Zoologie, **12**, p. 1-201).
1954. DAUM (J.). — Zur biologie einer Isopodenart unterirdischer gewässer : *Cæcosphæroma* (*Vireia*) *burgundum* D. (*Ann. Univers. Saraviensis*, **3**, 1-2, p. 104-159).
1961. DECU (V.). — Contributii la studiul morfologiei interne la Coleopterele cavernicole din seria fletică *Sophrochæta* Reitter (*Catopidæ-Bathysciinæ*) (*Stud. si. cerc. di Biologie seria Biol. An., Extras*, **3**, 13, p. 395-407).
1955. DELEURANCE (S.). — Sur la biologie de *Leptoneta microphthalma* Simon (*C. R. Acad. Sc.*, **241**, p. 1865-1867). — 1957 a. Cycle évolutif des larves de *Troglo-dromus bucheti* gaveti S. C. D., *Bathysciella jeanneli* Ab., et *Diaprysius serullazi* P. (*Ibidem*, **244**, p. 2318-2319). — 1957 b. Note sur la biologie et la morphologie larvaire de *Bathysciola schiödtei grandis* F. (*Ibidem*, **245**, p. 219-222). — 1957 c. Biologie larvaire et morphologie externe nymphale d'*Antrocharis querilhaci* L. (*Notes Biosp.*, **12**, p. 13-16). — 1957 d. Description de la morphologie externe larvaire de *Diaprysius serullazi* P. (*Notes Biosp.*, **12**, p. 17-22). — 1958 a. Biologie et morphologie larvaire d'*Isereus serullazi* F., *Isereus colasi* Bon. et *Cytodromus dapsoïdes* Ab. (*C. R. Acad. Sc.*, **246**, p. 3286-3287). — 1958 b. Morphologie

- de la larve de *Bathysciella jeanneli* Ab. (*Ibidem*, **246**, p. 1925-1927). — 1958 c. La contraction du cycle évolutif des Coléoptères *Bathysciinæ* et *Trechinæ* en milieu souterrain (*Ibidem*, **247**, p. 752-753). — 1958 d. Larve de *Troglodromus bucheti gaveti* Deville. Biologie et morphologie externe (*Notes Biosp.*, **13**, p. 27-34). — 1959 a. Sur *l'Aphænops cerberus* D. (Insecte Coléoptère) et sa larve (*C. R. Acad. Sc.*, **249**, p. 2620-2621). — 1959 b. Contribution à l'étude des Coléoptères troglobies (*Ann. Spéléol.*, **14**, n° 1-2, p. 101-110). — 1959 c. Sur l'écologie et le cycle évolutif de *Choleva angustata* F. et *fagniezi* J. (Coléoptères Catopides) (*Ibidem*, **14**, n° 3-4, p. 339-341). — 1960 a. Sur la biologie de *l'Hydraphænops ehlersi* Ab. (Coléoptères *Trechinæ*). Description de la larve du 1^{er} stade (*C. R. Acad. Sc.*, **251**, p. 974-975). — 1960 b. Biologie et morphologie larvaire du *Trichaphænops gounelli* B. (Coléoptères *Trechinæ*) (*Ibidem*, **251**, p. 1234-1236). — 1961 a. Morphologie des larves de *Royerella tarissani* Bedel et *Leptodirus hohenwarti* Schm. (*Ann. Spéléol.*, **16**, n° 2, p. 193-198). — 1961 b. Anatomie de l'appareil génital femelle des *Bathysciinæ* (*Ibidem*, **16**, n° 3, p. 291-302). — 1961 c. Sur le système digestif et le corps adipeux des *Bathysciinæ* troglobies (*C. R. Acad. Sc.*, **243**, p. 1345-1347).
1962. DELEURANCE (S.) et DELEURANCE (Ed.-Ph.). — Sur le déterminisme de la ponte chez les Coléoptères troglobies (*Bathysciinæ* et *Trechinæ*) (*C. R. Acad. Sc.*, **254**, p. 3256-3257).
1949. DEROUET (L.). — Comparaison des échanges respiratoires chez *Gammarus pulex* L. et *Niphargus virei* Ch. (*C. R. Acad. Sc.*, **228**, p. 1054-1055). — 1950. Influence des variations du degré hygrométrique sur les échanges respiratoires de *Meta menardi* Latr. et *Araneus diadematus* Clerck. (*Ibidem*, **228**, p. 1364-1366). — 1953. Etude comparée du métabolisme respiratoire chez certaines espèces de Crustacés cavernicoles et épigés (*Notes Biosp.*, **8**, n° 1, p. 103-109).
1955. DEROUET (L.) et DRESKO (Ed.). — Etudes sur la grotte de Pèneblanque 1. Faune et Climats (*Notes Biosp.*, **10**, p. 124-131).
1959. DRESKO-DEROUET (L.). — Contribution à l'étude de la biologie de deux Crustacés aquatiques cavernicoles : *Cæcosphæroma burgundum* D. et *Niphargus orcinus virei* Ch. (*Vie et Milieu*, **10**, n° 4, p. 321-346). — 1960. Etude biologique comparée de quelques espèces d'Araignées lucicoles et troglaphiles (Thèse, Arch. Zool. exp. et gén., **98**, n° 4, p. 271-354).
1959. DUDICH (E.). — A barlang biologia és problemái (*Magyar Tudom. Akad., Biol. Csoport., Közleményei*, **3**, p. 323-357).
1931. FAGE (L.). — *Aranææ*, 5^e série, précédée d'un essai sur l'évolution souterraine et son déterminisme (*Arch. Zool. exp. et gén.*, **71**, p. 91-291, Biospeologica, 55). — 1952. Etude écologique de la variation des caractères différentiels des espèces et des populations (*Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **83**, n° 1, p. 5-20). — 1955. A postscript on subterranean evolution (*Nation. Instit. Sc. India, 7 : Symposium on organic evolution*, p. 79-84, 1953). — 1956. Nouvelles remarques sur l'évolution cavernicole in « Sous le Plancher » (*Bull. Spéleo-Club Dijon*, n° 2, p. 2-8). — 1958. Discours d'ouverture. Actes du 13^e Congrès des Assoc. Spéléol. Est de la France, Dijon, in « Sous le Plancher » (*Bull. Spéleo-Club Dijon*, suppl. n° 1, p. 6-10).
1948. FRANCISCOLO (M.). — Nota preliminare sulla larva della *Parabathyscia tigue-lina* Binaghi e notizie sulla Tana delle Streghe presso Rapallo (*Boll. Soc. Ent. Ital.*, **77**, n° 7-10, p. 51-54). — 1950. « Res Ligusticæ 71 ». La Fauna della Tan do Balou, **51**, n° 11, e descrizione della Larva di *Bathysciola pumilis* Reitter (*Ann. del Mus. Civic. di Stor. Nat. di Genova*, **64**, p. 111-129).
1951. GINET (R.). — Etude écologique de la grotte de la Balme (Isère) (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **85**, n° 4, p. 422-447). — 1955. Etude sur la biologie d'Amphipodes troglobies du genre *Niphargus*. I. Le creusement de terriers; relation avec le limon argileux (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **80**, n° 5-6, p. 332-349). — 1958. Observations sur la biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés troglobies) et sur l'argile des cavernes. Actes du 13^e Congrès Assoc. Spéleo. Est de la France, Dijon, in « Sous le Plancher » (*Bull. Spéleo-Club Dijon*, Suppl., n° 1, p. 44-46). — 1959.

- Périodicité annuelle des reproductions de *Niphargus* (résumé) (C. R. 2^e Congr. Nat. Spéléo., Cahors, sous presse [1960]). — 1960. Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipodes Gammaridés hypogés) (Thèse, Ann. Spéléol., **15**, n° 1-2, p. 127-376).
1951. GLAÇON (S.) et LE MASNE (G.). — Une méthode d'élevage et de transport des Coléoptères cavernicoles (C. R. Acad. Sc., **232**, p. 1027-1029).
- 1953 a. GLAÇON (S.). — Sur le cycle évolutif d'un Coléoptère troglobie, *Speonomus longicornis* S. (C. R. Acad. Sc., **236**, p. 2443-2445). — 1953 b. Description des larves jeunes de *Sp. longicornis* S. et *Sp. pyrenæus* L. (Notes Biosp., **8**, p. 17-26). — 1953 c. Recherches sur la biologie des Coléoptères cavernicoles troglobies (1^{er} Congrès Intern. Spéléologie, Paris, **3**, section 3, p. 39-45). — 1954 a. Sur le cycle évolutif de quelques *Speonomus* (Coléoptères *Bathysciinae*) cavernicoles (C. R. Acad. Sc., **238**, p. 398-400). — 1954 b. Morphologie de la nymphe de *Sp. longicornis* S. (*Bathysciinae*) cavernicole (Ann. Sc. Nat. Zool., 11^e série, p. 1-6). — 1955 a. Remarques sur la morphologie et la biologie de quelques larves de *Bathysciinae* cavernicoles (C. R. Acad. Sc., **240**, p. 676-681). — 1955 b. Sur la morphologie et la biologie larvaire de *Sp. infernus* (C. R. Acad. Sc., **241**, p. 1077-1079). — 1955 c. Description de la larve jeune de *l'Antrocharis querilhaci* L. (Notes Biosp., **10**, p. 11-16).
1959. GOUNOT (A. M.). — Contribution à la connaissance des limons souterrains submergés; composition chimique, microflore et valeur nutritive pour les Amphipodes du genre *Niphargus* (Dipl. Et. Sup. Sc. Nat. Zool. génér., Lyon). — 1960. Recherches sur le limon argileux souterrain et son rôle nutritif pour les *Niphargus* (Amphipodes gammaridés) (Ann. Spéléol., **15**, n° 3, p. 501-526).
1946. HINTON (H. E.). — A new classification of insect pupae (Proc. Zool. Sc. London, **116**, p. 282-328).
1881. HUBBARD (H. G.). — Coleopterous cave fauna of Kentucky (Amer. Natur., **15**, p. 916-917).
1936. HUSSON (R.). — Contribution à l'étude de la faune des cavités souterraines artificielles (Ann. Sc. Nat. Zool., 10^e série, **19**, p. 5-30). — 1939. Amphipodes des galeries de mines de France (Arch. Zool. exp. et gén., **81**, N. et R., **2**, p. 101-111). — 1949. Observations biologiques sur l'Amphipode *Niphargus virei* Ch. (Notes préliminaires) (Bull. Soc. Zool. Fr., **74**, n° 2, p. 126-132). — 1950. Observations biologiques sur l'Amphipode *Niphargus virei* Ch. (deuxième note) (Bull. Soc. Zool. Fr., **75**, n° 5-6, p. 211-217). — 1953. Considérations sur la biologie des Crustacés cavernicoles aquatiques (*Niphargus*, *Cæcosphæroma*, *Asellus*) (Congr. Internation. Spéléol., Paris, **3**, p. 657). — 1956. A propos de recherches en cours sur la biologie de Crustacés aquatiques cavernicoles (Atti 7^e Congr. Nazion. Spéléo., Como, **3**, p. 254-255). — 1957. A propos de la biologie du Crustacé troglobie aquatique *Stenasellus virei* Dollf. (Ann. Univers. Saraviensis, **6**, **74**, p. 8259-8269). — 1959. Les Crustacés Peracarides des eaux souterraines. Considérations sur la biologie de ces cavernicoles (Bull. Soc. Zool. Fr., **84**, **4**, p. 219-231).
- 1953 a. HUSSON (R.) et DAUM (J.). — Contribution à l'étude de la biologie d'un Isopode des eaux souterraines *Cæcosphæroma burgundum* Dollf. (note préliminaire) (Ann. Univers. Saraviensis, **2**, p. 166-167). — 1953 b. Sur la biologie de *Cæcosphæroma burgundum* Dollf. (C. R. Acad. Sc., **236**, p. 2345-2347). — 1953 c. Zur biologie einer Isopodenart subterranean Gewässer: *Cæcosphæroma burgundum* (*Vireia burgunda*) Dollf. (Ann. Univers. Saraviensis, **2**, 1-2, p. 166-173). — 1955. Ueber Haltung, Zucht und Biologie von *Asellus cavaticus* Leydig (Ann. Univers. Saraviensis, **4**, 1-2, p. 137-144).
1949. IABLOKOFF (A. K.). — Particularités du microclimat et des trous à gelée (Rev. forest. Fr., **6**).
- 1908 a. JEANNEL (R.). — Biospeologica 5. Coléoptères (1^{re} série) (Arch. Zool. exp. et gén. (4), **8**, p. 267-326). — 1908 b. Coléoptères cavernicoles. Biologie (Bull. Soc. Ent. France, p. 87-88). — 1909. Biospeologica 10. Coléoptères (deuxième série) (Arch. Zool. exp. et gén. (5), **1**, p. 447-532). — 1911. Révision des *Bathys-*

- ciinæ* (Coléoptères Silphides). *Biospeologica* 19 (*Arch. Zool. exp. et gén.*, (5), **7**, p. 1-641). — 1914. Sur la systématique des *Bathysciinæ*. Les séries phylétiques des Cavernicoles. *Biospeologica* 34 (*Arch. Zool. exp. et gén.*, **54**, p. 57-78). — 1922 a. *Silphidæ Leptininæ* (Coléoptères) (première série). *Biospeologica* 45. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, **60**, p. 557-592). — 1922 b. *Silphidæ Catopinæ* (Coléoptères) (2^e série). *Biospeologica* 47 (*Arch. Zool. exp. et gén.*, **61**, p. 1-98). — 1924. Monographie des *Bathysciinæ*. *Biospeologica* 50 (*Arch. Zool. exp. et gén.*, **63**, p. 1-436). — 1926. *Faune cavernicole de France avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain* (*Encyclop. Entom.*, **7**, Lechevalier, Paris, p. 1-334). — 1943. *Les fossiles vivants des cavernes*. Avenir de la Science, N. S., 1, Gallimard, Paris, p. 1-321. — 1945. Les problèmes biospéologiques (*Bull. Assoc. franç. Avanc. Sc.*, **64**, 1, p. 73-82). — 1947. Deux larves de *Speonomus* cavernicoles (*Notes Biosp.*, n° 1, p. 97-99). — 1950 a. *La marche de l'évolution*. P. U. F. Paris, p. 1-171). — 1950 b. Quarante années d'explorations souterraines (*Notes Biosp.*, **6**, p. 1-95). — 1954. Anophtalmie et cécité chez les Coléoptères souterrains (*Notes Biosp.*, **9**, 2, p. 89-95). — 1959. Situation géographique et peuplement des cavernes (*Ann. Spéléol.*, **14**, p. 333-338).
1952. JEANNEL (R.) et LELEUP (N.). — L'évolution souterraine dans la région méditerranéenne et sur les montagnes du Kiwu (*Notes Biosp.*, **7**, p. 7-13).
1949. JEANNEL (R.) et PAULIAN (R.). — Coléoptères, in GRASSÉ : *Traité de Zoologie*, **9**, p. 771-1077, Masson, Paris.
1872. JOSEPH (G.). — Beobachtungen über Lebensweise und Vorkommen der in den krainer Gebirgsgrotten einheimischen Arten der blinden Gottungen *Macherites*, *Leptodirus*, *Oryotus*, und *Troglorrhynchus* (49, *Jahresber. Schles. Ges. Vaterl. Cultur, Breslau*, p. 171-181).
1960. LANEYRIE (R.). — Résumé des connaissances actuelles concernant les Coléoptères hypogés de France (*Ann. Soc. Ent. France*, **129**, p. 89-149).
1876. MAYET (V.). — Métamorphoses de l'*Adelops Delarouzei* (*Ann. Soc. Ent. France*, *Bull.*, p. 196).
1939. MENOZZI (C.). — La fauna della grotta della Suja sul Monte Fascie (Genova) ed osservazioni biologiche sulla *Parabathyscia Doderoi* Fairm. (Col. *Catopidæ*), con descrizione della larva e delle caratteristiche morfologiche del sus intestino e di quello dell' adulto (*Mem. Soc. Ent. Ital.*, **18**, p. 129-154).
1903. MÜLLER (G.). — Sulla fauna delle caverne. Considerazione generali e note critiche (*Boll. Soc. adriatic. Sc. natur.*, in Trieste, **21**, p. 139-194).
1871. PACKARD (A. S.). — The Mammoth cave and its inhabitants. On the Crustaceans and Insects (*Amer. Natur.*, **5**, p. 744-761). — 1874. Larvæ of *Anophtalmus* and *Adelops* (*Amer. Natur.*, **8**, p. 562). — 1875. The Invertebrate cave fauna of Kentucky and adjoining States (*Amer. Natur.*, **9**, p. 274-278). — 1876. The cave beetles of Kentucky (*Amer. Natur.*, **10**, p. 282-287). — 1886. The cave fauna of North America, with remarks on the anatomy of the brain and origine of the blind species (*Nation. Acad. Sc.*, **4**, p. 1-156).
1941. PAULIAN (R.). — Les premiers états des *Staphylinoïdea* (Coleoptera). Thèse (*Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. (N. S.)*, **15**, p. 1-361).
1906. PEYERIMOFF (P. DE). — Sur quelques larves de Coléoptères cavernicoles (*Bull. Soc. Ent. France*, p. 109-118). — 1907. Deux types nouveaux de larves de Silphides (avec un tableau de larves de *Cholevinæ*) (*Ann. Soc. Ent. France*, p. 83-88).
1907. RACOVITZA (E. C.). — Essai sur les problèmes biospéologiques (*Arch. Zool. exp. et gén.*, 4^e série, **6**, p. 371-488).
1925. REMY (P.). — Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés. (Thèse, Nancy, Ancienne Imprimerie Vagner, p. 1-222).
1960. RUFFO (S.). — Su alcuni problemi relativi allo studio degli insetti cavernicoli. Introduzione al simposio sull'entomofauna cavernicola (*Atti Acad. Naz. Ital. Ent.*, Rendiconti, **8**, p. 269-281).
- 1902-1903. SAINTE-CLAIRE DEVILLE (J.). — Exploration entomologique des grottes des Alpes-Maritimes (*Ann. Soc. Ent. France*, p. 695-709).

- 1862-1864. SCHIÖDTE (J. C.). — De Metamorphosi eleu theratorum observationes. Bidrag til insekternes udviklingshistorie (*Natur. Tids., Kjöbenhavn*, **3**, p. 1-134).
1933. SNEDECOR (G. W.) et IRWIN (M. R.). — (*Iowa State College Journ. Sc.*, **8**, p. 75).
1961. TERCAFS (R. R.). — Comparaison entre les individus épigés et cavernicoles d'un Mollusque Gastéropode troglophile *Oxychilus cellarius* Müll. Affinités éthologiques pour le milieu souterrain (*Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, **91**, 1, p. 85-116).
- 1954 a. TROIANI (D.). — Contribution à l'étude du métabolisme respiratoire de quelques Gammaridés (*Gammarus pulex* L., *Niphargus longicaudatus* C., *Niphargus virei* Ch. (*Dipl. Et. Sup. Sc. Nat. Zool.*, Lyon). — 1954 b. La consommation d'oxygène de quelques *Gammaridæ* (*C. R. Acad. Sc.*, **239**, p. 1540-1542).
1952. TROMBE (F.). — *Traité de Spéléologie*. Payot, Paris, p. 1-109.
1947. VANDEL (A.). — L'énigme de la reproduction des Arthropodes cavernicoles et plus particulièrement des Isopodes terrestres (*Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **82**, n° 3-4, p. 263-275). — 1950. Le Laboratoire Souterrain du C. N. R. S. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **75**, n° 4, p. 151-158). — 1958 a. Les activités du Laboratoire Souterrain du C. N. R. S. à Moulis (*La Nature*, **3279**, p. 280-282). — 1958 b. Sur l'édification de logettes de mue et de parturition chez les Isopodes terrestres troglobies, et sur certains phénomènes de convergence observés dans le comportement des animaux cavernicoles (*C. R. Acad. Sc.*, **247**, p. 1538-1540). — 1958 c. *L'homme et l'évolution* (L'Avenir de la Science, n° 28, 10^e édition, Gallimard, Paris, p. 1-317). — 1959. Les activités du Laboratoire Souterrain du C. N. R. S. (*Ann. Soc. Roy. Belgique*, **89**, p. 213-222).
- 1959 a. — VANDEL (A.) et BOUILLON (M.). — La reproduction du Protée, *Proteus anguineus* Laurenti (*C. R. Acad. Sc.*, **248**, p. 1267-1272). — 1959 b. Le Protée et son intérêt biologique (*Ann. Spéol.*, **14**, n° 1-2, p. 111-127).
1928. VEROHÉFF (K. W.). — Arthropoden aus südostalpinen Höhlen, gesammelt von Herrn K. Strasser (*Mitteil. Hohl. Karstf.*, p. 14-35). — 1929. Arthropoden aus südostalpinen Höhlen, gesammelt von Herrn Karl Strasser. 2. Ausfsatz (*Mitteil. Hohl. Karstf.*, p. 41-55).
1900. VIRÉ (A.). — *La faune souterraine de France*. Baillière, Paris, p. 1-160. — 1902. Influence de la lumière et de l'obscurité sur la transformation des animaux. Observations et expériences (*Bull. et Mém. Soc. Anthropol.* Paris, p. 581-589).
1899. WEBER (L.). — Ueber Larven von Höhlenkafern (*Illustr. Zs. Entom. Neudamm*, **4**, p. 1-2). — 1902. Di Larve von *Aphaobius Paganettii* Gglb. (*Allg. Zs. für Entom. Neudamm*, **7**, p. 17-19).
1955. WICK (J. R.) et BONHAG (P. F.). — Postembryonic development of the ovaries of *Oncopeltus fasciatus* Dallas (*Journ. Morph.*, **91**, n° 1, p. 31-51).
1953. WIGGLESWORTH (V. B.). — *Principles of Insect Physiology*, Methuen and Co^e édit., London, 5th Ed., p. 1-554.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES COLÉOPTÈRES CAVERNICOLES DE LA SOUS-FAMILLE DES TRECHINÆ

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 1^{er} mars 1963.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

MARC ZAMANSKY.

VU

ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur
de l'Académie de Paris,

JEAN ROCHE.

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 2^e trim. 1963. N^o d'ordre : 600.
Masson et C^{ie}, Edit., Paris. Dépôt légal : 2^e trim. 1963. N^o d'ordre : 4074.
(*Printed in France.*)